PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

37. BAND, 5. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 16 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 20. JANUAR 1950)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1950

Planta (Berl.)

Preis DMark 19.80

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der **Kongreßsprachen,** sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 32 20 70

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 24 40.

---

37. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 5. (Schluß-)Heft

Seite

ORTH, REINHARD, Morphologische Studien an Amaryllidaceen. II. Mitteilung. Über Stolonen bei *Haemanthus Mildbraedii* PERK. Mit 6 Textabbildungen 595

WENDEL, KURT, Beiträge zur chromatographischen Analyse von Chlorophyll-Lösungen und deren kolorimetrischen und photometrischen Messung. Mit 3 Textabbildungen 604

VODERBERG, KÄTHE, Die Abhängigkeit der Fruchtkörperentwicklung bei *Coprinus lagopus* von inneren und äußeren Faktoren. Mit 1 Textabbildung 612

SCHUMACHER, WALTER, Zur Bewegung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Mit 3 Textabbildungen. 626

FITTING, HANS, Über die Umkehrung der Polarität in den Sporenkeimlingen einiger Laubmoose. Mit 3 Textabbildungen 635

FITTING, HANS, Weitere Beobachtungen über die Induktion der Dorsiventralität in den blattartigen Zweigsystemen von Cupressaceen 676

Autorenverzeichnis 697

Planta, Bd. 37, S. 595—603 (1950).

MORPHOLOGISCHE STUDIEN AN AMARYLLIDACEEN.

II. Mitteilung.

ÜBER STOLONEN BEI HAEMANTHUS MILDBRAEDII PERK.

Von

REINHARD ORTH.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. April 1949.)

Während bei Liliaceen und anderen Monokotylenfamilien die vegetative Vermehrung durch Ausläufer weithin verbreitet ist, wurde eine solche bei einer Amaryllidacee bislang meines Wissens noch nicht beschrieben. Anfang September 1938 fand ich am Nordufer des Kiwusees (Zentralafrika) zwischen den Siedlungen Goma und Kisenji eine *Haemanthus*-Art auf, welche sich bei näherer Untersuchung als stolonenbildend erwies. Nach meiner Rückkehr in die Heimat identifizierte ich die Pflanze mit der von MILDBRAED (1914, S. 64) erstmals beschriebenen Spezies *Haemanthus Mildbraedii* PERK., die er „bei Kisenji", also am gleichen Standort wie ich, während der deutschen Zentralafrikaexpedition im Jahre 1907/08 entdeckte, und die er außerdem nur noch in den Bambuswäldern auf der Kiwuseeinsel Wau wiederfand. Nach diesen Angaben und nach meinen eigenen Beobachtungen im Gebiet der Virungavulkane und des Kiwusees ist die Art zweifellos sehr selten. Ich habe sie trotz eingehenden Suchens nur an der besagten Stelle am Nordufer des Kiwusees gesehen, während andere *Haemanthus*-Arten in diesem Gebiet keine Seltenheiten sind. Eine kurze Beschreibung habe ich nebst einer Aufnahme vom natürlichen Standort bei Goma-Kisenji a. a. O. gegeben (1940a und b).

Die mit einer aus zahlreichen fleischrosafarbigen Blüten zusammengesetzten, scheindoldigen Infloreszenz blühende Art wurzelte in einem spärlichen, grusig-humosen, vulkanischen Erdreich, das auf Lavagestein lagerte, wie es das Seeufer an der besagten Fundstelle begrenzt. Die Pflanze bildete einen auf wenige Quadratmeter beschränkten geschlossenen Bestand von 2—3 Dutzend Exemplaren, von denen etwa die Hälfte gerade in schönster Blüte stand. Beim Versuch zwecks näherer Betrachtung eine Pflanze aus dem Boden zu nehmen, bemerkte ich sogleich, daß sie durch etwa bleistiftdicke, weiße, unterirdische Stränge mit den benachbarten, ja sogar mit mehrere Dezimeter entfernten Exemplaren verbunden war. Es konnte sofort kein Zweifel sein, daß es sich hierbei um Stolonen handelte. Ein kräftiger Zug an

einer freigelegten Zwiebel bestätigte, daß diese Stolonen sich nach allen Richtungen bis zu mehr als einen halben Meter entfernten Individuen fortsetzten. Bei einiger Vorsicht konnte ich jeden einzelnen Ausläufer an den Bewegungen des über ihm liegenden Erdreichs in seinem ganzen Verlauf verfolgen. Dann legte ich einen weiterreichenden Stolo zwischen 2 Zwiebeln frei (60 cm) und konnte ferner feststellen, daß von ihm wieder sekundäre Ausläufer abgingen, die mehr oder weniger im rechten Winkel zur Abstammungsachse zu beiden Seiten derselben in das Erdreich vordrangen und ihrerseits wieder Zwiebeln erzeugt hatten, blühende und noch nicht blühreife. In dieser Weise hing der ganze Trupp unterirdisch durch die kreuz und quer verlaufenden Stolonarachsen zusammen, und man konnte nicht sagen, von welcher Pflanze er seinen Ausgang genommen hatte. Des besonderen Interesses wegen, das diese wundersame Pflanze in mir weckte, legte ich wohl mehr als einen halben Quadratmeter des Bestandes oberflächlich frei und konnte dabei feststellen, daß nur sehr wenige alte Zwiebeln darunter waren, die durch Absterben der Verbindung mit dem Mutterstolo selbständig wurden.

Abb. 1. *Haemanthus Mildbraedii* Perk., blühende Pflanze mit Wurzeln und Stolonen (weiß). Rechts, an den Schaft angeschmiegt, der junge Erneuerungssproß sichtbar. Etwa $^1/_3$ natürliche Größe. Phot. ORTH, September 1938.

Diese reiche Ausläuferbildung erklärt auch den dichtgeschlossenen Bestand der Spezies. Vermehrung durch Samen scheint am Standort eine — wenn überhaupt — untergeordnete Rolle zu spielen. Ich konnte jedenfalls nicht einen einzigen Sämling feststellen, während es mir im Gewächshaus ohne Schwierigkeit gelang, reife Samen zur Keimung und Entwicklung zu bringen, wovon unten noch kurz berichtet werden soll.

Während von 3 mit halbierter Zwiebel in die Presse eingelegten Pflanzen 2 ein Opfer der Termiten wurden, konnte ich das 3. Exemplar gerade noch rechtzeitig vor der völligen Vernichtung bewahren und — wenn auch etwas beschädigt — nach Hause bringen. Als ich Wochen

nach meiner Rückkehr an die Bearbeitung der gesammelten Pflanzen ging, war die Zwiebelhälfte noch so frisch und turgeszent, daß ich den Versuch unternahm, sie in Kultur zu nehmen. Das glücklicherweise unversehrt gebliebene Herz der Zwiebel bildete im Laufe zweier Jahre eine neue, die zu meiner größten Freude im April 1942 sogar zur Blüte kam und für mehrere Wochen ob ihrer aparten Farbe die Bewunderung der Gewächshausbesucher des Münchener Botanischen Gartens erregte. Nach künstlicher Bestäubung erzielte ich 11 Beerenfrüchte mit leuchtend-zinnoberrotem Perikarp, in dessen Innern ein einziger Same mit milchigglasigem Endosperm eingebettet ist. Der winzige grüne Embryo liegt, dem distalen Ende des ovalen Samens genähert, geradegestreckt in der Längsachse. Die Keimung erfolgt nach Entfernung des roten Perikarps binnen weniger Tage, sonst aber erst nach vielen Wochen. Ob dies eine Folge der Abfilterung von zur Keimung notwendigen Strahlen oder durch die Anwesenheit von keimungshemmenden Stoffen, welche erst entfernt werden müssen, ist, wäre eine höchst interessante Frage. Bei der Keimung wird durch interkalare Streckung des mit seiner Spitze als Haustorium im Endosperm steckenbleibenden Kotyledos der Vegetationspunkt samt der Wurzeltasche aus dem Nährgewebe herausgeschoben. Bald durchbricht die fleischige Primärwurzel die Wurzeltasche. Die Keimung erfolgt somit durchaus nach dem für Liliaceen und Amaryllidaceen allgemein bekannten Weg.

Abb. 2. Ende eines Stolonartriebes (*st*) mit Zwiebel und 3 Stolonen verschiedenen Alters (st_1—st_3). *G* Gegenwurzeln. Etwa $^1/_4$ natürliche Größe. Phot. Orth 1944.

Aus Samen und Stolonen erzog ich im Laufe von 2 Jahren eine größere Zahl von Jungpflanzen, die das Material zu weiteren Untersuchungen liefern sollten. Die Mutterpflanze kam im Mai 1944 abermals zur Blüte und Fruchtbildung, wurde aber leider mitsamt den Jungpflanzen das Opfer eines schweren Luftangriffes im Juli 1944.

Die Stolonen (Abb. 2) entstehen der distichen Blattstellung der Zwiebel entsprechend in 2 Orthostichen aus dem Achselmeristem einzelner, keineswegs aber aller abgestorbenen Blätter, und zwar meist erst 2 Jahre nach deren Tod. Nur gelegentlich durchbrechen sie die Basis ihres Tragblattes vor dessen Degeneration. Nach dem Austreiben verharren sie eine Zeitlang als weißliche, mit Purpurflecken ausgestattete Spitzhöcker in Ruhe, wie es Abb. 3 wiederzugeben versucht. Äußerlich ist an ihnen lediglich ein adossiertes Vorblatt mit hochgeschlossener Scheide zu erkennen, das die Plumula mit den median-distich gestellten

ersten (vaginalen) Niederblattschuppen des Stolos birgt. Dann beginnt sich die Sproßspitze des auf das Vorblatt folgenden, also epipodialen Internodiums aus der Vorblatthülle herauszuschieben. Das Hypopodium ist nach meinen, leider unvollständig gebliebenen Beobachtungen kaum bzw. nur unwesentlich an der Ausläuferstreckung beteiligt. Nach kurzem horizontalem Wachstum wendet sich die wachsende Stolonarspitze positiv geotropisch fast senkrecht nach unten ins Erdreich hinein. Es ist dies, wie je ein Dunkel- und ein Klinostatversuch zeigte, kein negativ phototropes Verhalten, sondern allein durch die Schwerkraft induziert. Nach Erreichung einer Tiefe von etwa 10 cm nimmt die Stolonarspitze wieder plagiotrope Wachstumsrichtung an und behält sie unter Umständen lange Zeit bei. Die während dieser Entwicklung gebildete bleiche Achse ist im oben-unten-Wechsel durch zweizeilig gestellte fleischige, jedoch bald vergängliche Vaginalschuppen mit winzigem Spreitenrudiment in eine Reihe von Internodien gegliedert, deren Längenkurve bei Berücksichtigung modifizierender Umweltseinflüsse den Gesetzen der longitudinalen Symmetrie, hier der Mesotonie, entspricht. Meist ist das dritte Internodium — wie übrigens auch an sekundären Ausläufern — das längste von durchschnittlich 12 — 13 Internodien, welche den Ausläufer aufbauen. Die nachfolgende Tabelle 1 möge dies veranschaulichen.

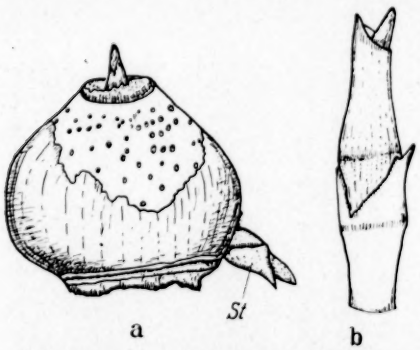

Abb. 3a u. b. *Haemanthus Mildbraedii* PERK. a blühfähige Zwiebel im Ruhezustand mit junger Stolonaranlage *st* (natürliche Größe). b Ende eines Stolos mit den röhrigen Niederblättern, von denen das untere bereits am Absterben ist. Die gestrichelten Querlinien sollen die schwach hervortretenden Knotenanlagen andeuten. Natürliche Größe.

Wenn in Tabelle 1 beim 8. Internodium ein zweites Maximum in der Internodienkurve auftritt, so spricht dies keineswegs gegen die Auffassung, daß eine Mesotonie vorliegt, sondern ist als Ausdruck modifizierender Umweltsfaktoren zu werten, wie sie stets bei allen Pflanzen wirksam sind, welche im Laufe ihrer Entwicklung nicht konstanten Bedingungen ausgesetzt sind. Konstante Bedingungen aber sind auch in den Tropen wohl ganz selten gegeben.

Tabelle 1.

	Internodium													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Länge in Zentimeter . .	0,5	2	**3,7**	2,4	2,6	2	2,4	**3**	2,7	2,4	1,8	1	0,5	0,2
Dicke in Zentimeter . .	0,7	0,6	0,7	0,7	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	1,3	1,6	1,8

Die fleischigen, nur mit einem Spreitenrudiment ausgestatteten Niederblätter, welche in Einzahl an einem Knoten sitzen und die Achse manschettenartig umgreifen, sind sehr vergänglich. Sie degenerieren bereits in dem Augenblick, in dem sich die Spitze des Ausläufers aus ihrer Umhüllung herausschiebt.

Während der Querschnitt der Ausläuferachse bei den 3 ersten Internodien kreisrund ist, wird er bei den folgenden mehr und mehr ellipsoidisch, d. h. er nimmt dorsiventrale Ausbildung an. Dabei scheint die Ausläuferachse eine Drehung um 90° vorzunehmen, weil nach meinen Beobachtungen nach der anfänglichen medianen Distichie in der Knospenlage des Ausläufers eine transversale Distichie Platz greift. Die Querschnittsänderung der Stolonarachse versteht sich wohl aus den oben erwähnten verschiedenen Lageänderungen des wachsenden Ausläufers im Raum. Die transversale Abplattung beschränkt sich indes auf die Rinde, während die kreisförmige Anordnung der im zentralen Teil liegenden Leitbündel im plagiotropen Achsenabschnitt keine nennenswerte Änderung erfährt. Mit dem Beginn des Erstarkungswachstums, d. h. beim Eintritt in die zwiebelbildende Entwicklungsphase, nimmt die Stolonarachse abermals eine Symmetrieänderung vor. Sie geht wieder zu orthotropem Wuchs über.

Der Querschnitt eines Ausläufers zeigt unter einer einschichtigen, häufig mit schwachwelligen Wänden ausgestatteten Epidermis ein vielschichtiges stärkereiches Parenchym mit Zwickelinterzellularen, in dessen Zentrum ein innerer, aus größeren Leitbündeln mit endoskopischen Xylemen gebildeter Kreis und ein äußerer aus erheblich kleineren Bündeln eingebettet ist. Es findet sich also entgegen der sonst bei Monokotylen üblichen Art keine zerstreute Leitbündelanordnung. Aus dem perifaszikulären Gewebe entspringen auch die sproßbürtigen Stolonarwurzeln.

Die Epidermis des Stolos ist frei von Spaltöffnungen sowie von Chloro- und Leukoplasten, während die 2—5 äußersten Schichten der Rinde zahlreiche Leukoplasten und in den zufällig dem Licht exponierten Teilen auch zahlreiche Chloroplasten beinhalten. Auch viele Raphidenbündel und anthozyanführende Zellgruppen finden sich darin.

Die Dickenperiode der Internodien (s. Tabelle 1) zeigt zunächst ein ganz allmähliches Ansteigen der Werte für die einzelnen Internodien. Erst vom 12. Internodium an findet eine rasche Zunahme des Internodiendurchmessers bei gleichzeitiger starker Verkürzung der entsprechenden Achsenabschnitte und Übergang zu orthotropem Wuchs statt. Dies ist die Phase der Zwiebelbildung, von der oben schon die Rede war. Mit Einsetzen der Achsenverdickung, und zwar erst jetzt, bleiben die röhrigen Stolonarschuppen erhalten, wie dies deutlich aus Abb. 5 hervorgeht. Sie werden von dem sich verdickenden Internodium

bauchig gedehnt und scheinen diese Dehnung durch tangentiales Wachstum wettzumachen. Mit Rücksicht auf ihre künftige Funktion als Zwiebelschuppen ist ihre Dickenzunahme nicht weiter verwunderlich.

Das Dickenwachstum der gestauchten Achsenabschnitte, das ist der Zwiebelachse, übrigens nimmt seinen Ausgang von einem extrafaszikulären Kambiumring und ist beachtlich. Wird doch durch seine Tätigkeit der Achsendurchmesser um mehr als das Doppelte des Betrags der gestreckten Internodien vergrößert (vgl. Tabelle 1).

Mit dem Eintritt des Stolos in die Zwiebelbildung wird auch das erste mit Spreite ausgestattete Laubblatt gebildet, das bald über den Erdboden tritt. Nach weiterer Erstarkung der Zwiebel wird die Zahl der assimilierenden Blattorgane je Pflanze auf 2 erhöht, wie sie für viele *Haemanthus*-Arten typisch ist. Der Vegetationspunkt des Stolos wird durch die Infloreszenzanlage restlos verbraucht. Das subflorale Internodium fungiert bei der Entfaltung des Blütenstands als Schaft und hebt ihn bis zu 20 cm über das Bodenniveau. Zugleich mit der Anlage des Blütenstands aber wurde aus der nächstunteren Achselknospe, meist des obersten Laubblattes, dessen Spreite nach Ende der Regenzeit (in Goma Ende Juni) abgeworfen wurde, während das scheidige Unterblatt sich mächtig verdickt hatte, eine Erneuerungsknospe gebildet, welche die von nun ab sympodial weiterwachsende Zwiebel fortsetzt. Sympodial wachsen fast alle *Haemanthus*-Arten (vgl. hierzu die I. Mitteilung).

Schließlich sei noch einiges über die Bewurzelungsverhältnisse von Zwiebel und Stolo bemerkt. Es ist bekannt, daß alle Zwiebeln durch eine sog. homorrhize Bewurzelung gekennzeichnet sind, d. h. ihnen fehlt eine Hauptwurzel, alle vorhandenen, dem Zwiebelboden entspringenden Wurzeln sind morphologisch und physiologisch gleichwertig. Da eine Zwiebel ein aus gestauchten Internodien zusammengesetzter und mit fleischigen Blättern besetzter Achsenkörper ist, muß sich der kaum analysierbare Wurzelschopf, der die Basis der Zwiebel bedeckt, aus einer dichten Folge von Wurzeln zusammensetzen, die irgendwie ihren Ursprung aus dem Achsenkörper nehmen. Der zentrale Teil der *Haemanthus-Mildbraedii*-Zwiebelscheibe ist in der ersten Zeit vom Stolonarende bedeckt, bleibt aber auch nach dessen Loslösung bzw. Degeneration wurzelfrei. Die nicht sehr zahlreichen dicken Wurzeln gruppieren sich vielmehr kranzartig um die Zwiebelscheibe. Die Bewurzelungsverhältnisse des Ausläufers gestatten nun in schöner Weise eine Analyse des Wurzelkranzes der Zwiebel.

An einem Ausläufer von *Haemanthus Mildbraedii* treten die Wurzeln an 2 morphologisch genau definierten Stellen auf, und zwar 1. als Überknoten- und 2. als Unterknotenwurzeln.

Man vergleiche hierzu die Abb. 4 und 5! Im basalen Abschnitt des Ausläufers, d. h. an den ersten 2—3 Internodien und Knoten, treten

nur selten Wurzeln auf. Im mittleren Abschnitt, etwa vom 3. — 10. Internodium kommen sie regelmäßig in geringer Zahl vor. Die Wurzeln erscheinen aber meist nur in Einzahl, und zwar unmittelbar über der Knotenlinie (Überknotenwurzeln nach WEBER 1936). Weitere treten hier auch später im allgemeinen nicht mehr auf. Beispiele für Überknotenwurzeln gibt es viele. Sie bilden entweder einen geschlossenen Kranz über dem Knoten (z. B. beim Mais) oder sind auch nur in Ein- oder Zweizahl neben der Achselknospe zu finden. Zwischen diesen Extremen kennt man alle Übergänge, nur den einen bis jetzt nicht, nämlich den, der am Stolo von *Haemanthus Mildbraedii* verwirklicht ist. Die einzige Wurzel, wie sie an den basalen Internodien des Ausläufers fast die Regel ist, steht hier auf der der Mediane des Niederblattes genau entgegengesetzten Seite der Achse oder — wie ich es a. a. O. (1943) zu benennen vorgeschlagen habe — transaxial. Ich bezeichne die so inserierte Wurzel als Gegenwurzel entsprechend dem terminologisch entsprechenden Ausdruck Gegenstipel, wie ich sie unter den Monokotyledonen erstmals für einige andere *Haemanthus*-Arten nachweisen konnte (1943). Gegenwurzeln, ob sie über oder unter der Knotenlinie entspringen, sind bislang weder bei Monokotylen noch bei Dikotylen und Farnen bekannt geworden, und auch WEBER (1936) erwähnt sie in seiner Monographie nicht.

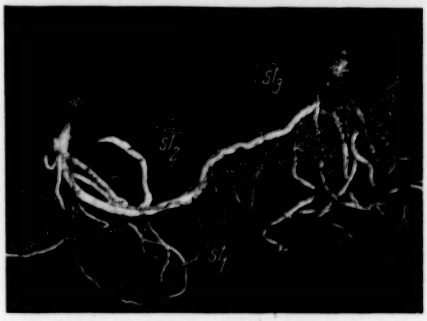

Abb. 4. *Haemanthus Mildbraedii*, ruhend mit älterem, im Stadium der Zwiebelbildung begriffenem Ausläufer (st_1), an dem ein Sekundärstolo (st_2) entstanden ist. st_3 durchbrechende Stolonaranlage. Etwa $^1/_5$ nat. Größe. März 1944.

Abb. 5. Wie Abb. 4. Ende des Stolos mit Zwiebelanlage, Unter- und Überknotenwurzeln sowie Sekundärstolo (st_2). Etwa $^1/_2$ nat. Größe.

Die Blattachseln im Bereich solcher Gegenwurzeln sind bei *Haemanthus Mildbraedii* stets ohne Achselknospe. Tritt eine solche aber — wie z. B. in Abb. 4 und 5 beim 9. Internodium — auf, so fehlt hier meist auch die Gegenwurzel, und statt ihrer erscheint zu beiden Seiten je eine Beiwurzel. Dies ist ein deutlicher Beweis dafür, daß zwischen der Stellung der sproßbürtigen Wurzeln und dem Vorhandensein eines Achselproduktes

Korrelationen bestehen, daß also die Wurzelstellung bauplanmäßig gesteuert wird und nicht etwa dem Zufall überlassen ist.

In den meisten von mir beobachteten Fällen tritt eine Gegenwurzel im basalen und mittleren Stolonarabschnitt als *Über*knotenwurzel in Einzahl auf (Abb. 6, *5*). Nur sehr selten erscheint sie in Gemeinschaft mit den beiden obengenannten seitlichen Beiwurzeln und dann nur ohne die mit letzteren eigentlich zu erwartende Achselknospe (Abb. 6, *2*). Ich habe die Gegenwurzel aber auch als *Unter*knotenwurzel (Abb. 6, *1*) beobachten können, ja sogar eine Über- und eine Unterknotengegenwurzel am selben Nodium (Abb. 6, *4*). In einem anderen Fall fand ich

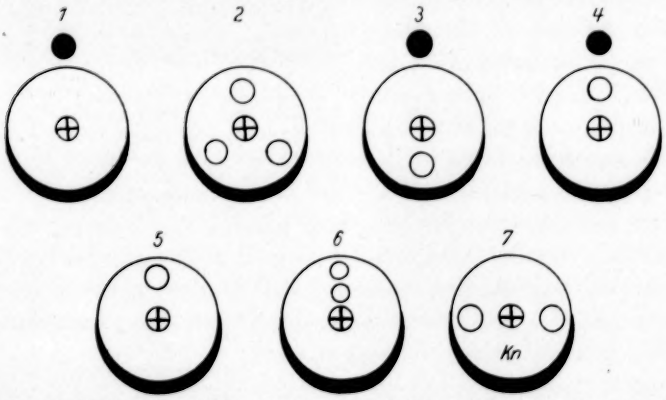

Abb. 6. Schematische Darstellung der Lokalisationsmöglichkeiten der sproßbürtigen Wurzeln am Stolo von *Haemanthus Mildbraedii*. Vgl. den Text. Schwarze Kreise: Unterknotenwurzeln, weiße Kreise: Überknotenwurzeln; *Kn* Achselknospe.

wiederum 2 Gegenwurzeln in serial aufsteigender Reihenfolge über einem achselknospenlosen Knoten vor (Abb. 6, *6*), und einmal erschien an Stelle der medianen Achselknospe eine Überknotenwurzel, der transaxial eine Unterknotenwurzel gegenüberstand (Abb. 6, *3*). Ich habe diese und andere eigentümliche Radikationsverhältnisse diagrammatisch in Abb. 6 zusammengestellt.

Es ist nun weiter bemerkenswert, daß in der apikalen Erstarkungszone des Stolos mit dem Beginn der Zwiebelbildung, d. h. der Internodienstauchung und Achsenverdickung die Wurzeln mehr und mehr die Stellung unter der Knotenlinie einnehmen, also das entgegengesetzte Verhalten des basalen Stolonarteils zeigen. Außerdem wird die Anzahl der Knotenwurzeln vermehrt.

Aus dem Vorstehenden ist vergleichend erkennbar, daß ausschließlich Bei- und Gegenwurzeln an der Radikation der Stolonen beteiligt und daß nur die Nodien für die Ausbildung von Wurzeln prädestiniert sind. Internodienwurzeln habe ich nie beobachtet. Der Wechsel der Knotenwurzeln von ihrer Stellung oberhalb des Knotens im unteren

Stolonarabschnitt zur Unterknoteninsertion im oberen ist dabei wohl als Ausdruck der longitudinalen Symmetrie und des zunehmenden Erstarkungswachstums der Sproßachse zu werten. Vielleicht spielt auch das Verhalten der Stolonarschuppen mit, die in der Erstarkungszone bis zum Beginn der Zwiebelbildung frühzeitig, jedenfalls lange vor dem Erscheinen der Wurzeln zugrunde gehen und die Wurzel damit ungestört an der Basis desjenigen Entwicklungsabschnittes des Stolos erscheinen kann, dem sie angehört. Mit dem Einsetzen der Internodienstauchung indessen bleiben sie bekanntlich als Zwiebelschuppen erhalten und müßten somit von den Wurzeln durchbohrt werden. Allein es ist dann für letztere „einfacher" unterhalb der Knotenlinie durchzubrechen.

Die im Vorstehenden kurz skizzierten Verhältnisse erlauben eine Analyse der Bewurzelung der erwachsenen Zwiebel. Es kann nunmehr kein Zweifel sein, daß die Wurzeln nur an morphologisch genau vorbezeichneten Stellen und nicht regellos erscheinen. Ihre Häufung an der Zwiebelachse erlaubt freilich eine direkte Erkenntnis dieser Zusammenhänge nicht mehr, weil die Internodien hier zu dicht aufeinanderfolgen. Die Hinweise indessen, die uns die Bewurzelungsverhältnisse der *Haemanthus*-Stolonen geben, eröffnen neue Perspektiven auf die Radikation der zwiebeltragenden Homorrhizophyten, worüber ich in absehbarer Zeit gesondert berichten zu können hoffe.

Literatur.

Mildbraed, J.: In Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentralafrikaexpedition 1907/08, Bd. II (Botanik), herausgeg. von Mildbraed. Leipzig 1914. — Orth, R.: Vegetationsbilder aus Zentralafrika und Angola. Vegetationsbilder 25. Reihe, H. 8. Jena 1940. — Floristische und pflanzengeographische Beobachtungen auf einer Durchquerung des tropischen Afrika. Verh. Naturhist.-Med. Ver. Heidelberg **18** (1940). — Morphologische Studien an Amaryllidaceen 1. Über Hochblattbildungen bei einigen *Haemanthus*-Arten. Bot. Archiv **44**, 306 (1943). — Weber, H.: Vergleichend-morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopold., N.F. **4**, Nr 21 (1936).

Prof. Dr. R. Orth, München 19, Sophie-Stehle-Str. 3.

Planta, Bd. 37, S. 604—611 (1950).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München.

BEITRÄGE ZUR CHROMATOGRAPHISCHEN ANALYSE VON CHLOROPHYLL-LÖSUNGEN UND DEREN KOLORIMETRISCHEN UND PHOTOMETRISCHEN MESSUNG.

Von

KURT WENDEL.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. April 1949).

Seit WILLSTÄTTER und STOLL (1918) in ihren Untersuchungen über die „Assimilation der Kohlensäure" die Identität des Chlorophylls aller grünen Pflanzen gefunden hatten, bemühten sich nunmehr viele Forscher um die Reindarstellung der vier, inbesondere der beiden grünen Farbkomponenten. Die Methode der chromatographischen Trennung, die seit ihrer erstmaligen Anwendung zur Trennung dieser Farbkomponenten auf Grund solcher planmäßig geleiteter Adsorptionen durch TSWETT (1916) sich auch weit über die Arbeitsweise der Pigmentforschung hinaus als zweckdienlich zeigte, finden wir deshalb vielfach abgeändert und in Handhabe und Erfolg verbessert (WINTERSTEIN und STEIN 1933, SPOHN 1935, ZECHMEISTER 1937, STROTT 1938, SEYBOLD und EGLE 1939, BUKATSCH 1942).

I. Die Tatsache, daß die Ergebnisse BUKATSCHs (1939) auf recht schwierigen Arbeitsmethoden aufgebaut waren (Alpenlaboratorium Schachen), veranlaßte mich, auf der Basis der chromatographischen Analyse nach STROTT (1938) eine Verbesserung der Arbeitsweise zu erarbeiten. In den Grundzügen wurde danach folgendermaßen verfahren: Die Blattproben wurden mit Benzin bei tropfenweiser Zugabe von Methanol zu Quarzsand, bei mehrfachem Wechsel des Benzins bis zur völligen Farblosigkeit extrahiert. Wir haben festgestellt, daß die Verwendung von Kartoffelstärke als Adsorbens alle vier Farbstoffe auf die einfachste und schnellste Art zu trennen ermöglicht. Erhobene Einwände, welche die „Fehler unserer Untersuchungen" erklären sollten (SEYBOLD 1941), konnten späterhin auch durch die vergleichenden Untersuchungen dreier Methoden durch BUKATSCH (1942) entkräftet werden. Da mich die Chromatographie an Puderzucker, deren viel längerer Arbeitsgang mir bekannt war, nicht befriedigte, entstand unter Verwendung von Benzin-Benzol-Gemischen die verbesserte Adsorption an Kartoffelstärke. Die Gewißheit, daß sie auf einfache, schnelle Art

reine, der spektroskopischen Prüfung standhaltende Präparate liefert[1], stützt meine Überzeugung, daß mit der Methode der chromatographischen Analyse an Zucker die Arbeitsweise nach STROTT (1938) *keinesfalls verbessert, wohl aber komplizierter* gestaltet worden ist. Auch STOCKER (1939) hat zur Brauchbarkeit der beiden Methoden Stellung genommen und meine Feststellungen befürwortet. Er kam zu dem Schluß, daß für die Trennung der deiden Blattgrünkomponenten die Stärke dem Zucker „*durchaus mehr als gleichwertig*" ist (zit. nach STOCKER 1939, S. 34).

Die Hauptpunkte der Pigmentanalysen lassen sich folgendermaßen wiedergeben:

1. Extraktion mittels Benzin + Spuren Methanol.

2. Chromatographische Trennung des Rohextraktes an reiner Kartoffelstärke des Handels, wobei sich schon eine Komponententrennung andeutet.

3. Entwickeln des Chromatogramms mittels Benzin-Benzol-Gemischen im Verhältnis 10:1.

4. Herauspräparation der Zonen und Elution in peroxydfreiem Äther; Auffüllen auf ein für die Messung stets beibehaltenes, gleiches Volumen.

Es besteht kein Zweifel, daß die einfache chromatographische Methode nach STROTT (1938) bei Beachtung der von STOCKER (1939) angeführten Maßnahmen, *soweit es sich um die Erfassung des Gesamtchlorophylls handelt*, befriedigen kann. Andererseits entsprachen die von SEYBOLD und EGLE (1937, 1939, 1940, 1942) immer wieder als überlegen gegenübergestellten Methoden an Puderzucker *nicht* unseren Anforderungen: es ergaben sich für die beiden Farbstoffe auffallend höhere Absorptionsbänder, was auf keine einwandfreie Trennung schließen ließ. Eine Angabe von PIRSCHLE (1942) verdient hier Beachtung: „Eine Prüfung, wieweit bei der angewandten Methode, insbesondere bei der Adsorption an Puderzucker Verluste auftreten, mußte unterbleiben, *da reine Präparate von a und b nicht zur Verfügung standen*" (zit. nach PIRSCHLE 1942, S. 130). Chlorophyll-a und -b-Adsorbate, die unserer spektroskopischen Prüfung standhielten (Abb. 1), waren erst durch die beschriebene, verbesserte chromatographische Methode an Stärke zu gewinnen.

Nach weiteren Einwänden gegen die vorliegende Methode sollen schon beim Extrahieren der Blattproben Fehlerquellen nachzuweisen sein (SEYBOLD 1941). Verfasser denkt offenbar an Zersetzungen, die das Chlorophyll bereits beim Extrahieren mit Extraktionsgemischen

[1] Die getrennten Pigmente sind im Organisch-Chemischen Institut der Technischen Hochschule München (Geh.-Rat Prof. FISCHER) als spektroskopisch rein befunden worden.

(man denkt vielleicht an Benzin-Äther-Gemische) erleiden soll. Weiterhin könnten ähnliche Zersetzungen während der chromatographischen Aufbereitung vielleicht auf dem Säuregrad (was SEYBOLD vermutet) oder etwa auf einem sich rhythmisch ändernden Fermentsystem beruhen, was den obengenannten Einwänden hinzugefügt wird. Dazu wäre zu sagen: Es ist unwahrscheinlich, daß bei der besprochenen Extraktion die Blattgrünmenge verändert werden kann. Zwar könnte z. B. die Phäophytinbildung schon durch Pflanzensäuren eintreten; wenn aber der Säuregehalt der Blätter schon während der Extraktion die Chlorophyllmenge quantitativ verändert hätte, so hätte sich sicherlich die

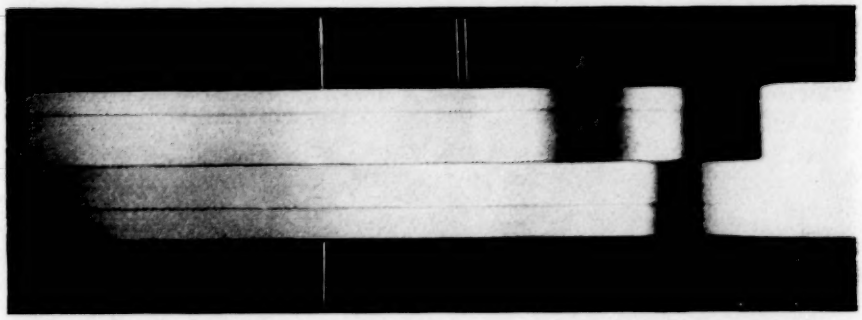

Abb. 1. Spektralanalytische Aufnahme der Chlorophylle a und b mit der Hg-Lampe. (Aufnahme Dr. SCHÖNTAG, Organisch-Chemisches Institut der Technischen Hochschule München.)

geringste Phäophytinbildung durch spektroskopische Prüfung, und die verantwortlich gemachten größeren Zersetzungsprodukte als Phäophytinzonen im Chromatogramm feststellen lassen. Im Falle einer enzymatischen Veränderung wären die Verhältnisse nicht weniger interessant: *Wie groß müßten die durch solche Zersetzungen bedingten Verluste sein, wenn der im Tagesverlauf gemessene Chlorophyllgehalt trotz dieses Verlustes mengenmäßig ansteigt, nicht aber geringer wird? — Wäre der Chlorophyllgehalt nun tatsächlich im Verlaufe kurzer Zeiträume absolut konstant, so dürften die quantitativen Bestimmungen nach* SEYBOLD *eher Verluste zeitigen, als ein Mehrwerden des Assimilationspigments zur Folge haben.* — Somit dürften die Einwände vom Autor selbst entkräftet worden sein.

Was den Pigmentabbau in der Stärkesäule anbetrifft, so wird die von WINTERSTEIN und STEIN (1933) angegebene Zersetzung innerhalb weniger Stunden nicht bestätigt, bzw. bei vorliegender Arbeitsweise ausgeschaltet. Die Pigmente werden sofort eluiert. Um Oxydationen vorzubeugen, werden die Absorptionsröhren (Abb. 2) mit schwarzen Abdunkelungsmanschetten überstülpt und nicht allzulange Trockenluft durch das Chromatogramm hindurchgesaugt. Das Eluieren der Pigmentzonen erfolgt in peroxydfreiem Äther, und die Lösungen kommen in rascher Aufeinanderfolge sofort zur Messung. Es bleibt zweifelhaft, worauf der Unterschied in dem Ergebnis der SEYBOLDschen Analysen beruht. Ich habe die

beschriebene chromatographische Methode in allen meinen zahlreichen Analysen mit Erfolg angewendet.

II. Über die photometrische Bestimmung von Chlorophyllösungen wurde bereits berichtet (WENDEL 1948). Da ein Teil meiner Messungen sowohl photometrisch als auch kolorimetrisch nacheinander vorgenommen worden ist, kann ich die beiden Meßmethoden gegenüberstellend betrachten. Überdies erachte ich es als notwendig, die Ursache der mangelhaften Übereinstimmung beider Methoden, die sich aus der Nachprüfung der von BUKATSCH (1939) kolorimetrisch gewonnenen Chlorophyllveränderungen durch photometrische Messung ergab, zu erklären. Auch die von mir beobachteten Chlorophyllschwankungen waren bei photometrischer Bestimmung nicht in diesem Ausmaß vorhanden, wie sie bei ausschließlich kolorimetrischer Bestimmung festgestellt wurden; die Konzentrationsänderungen mußten bei kolorimetrischer Bestimmung als größer angezeigt werden, als sie in Wirklichkeit waren. Die hohen Chlorophyllschwankungen an alpinen Pflanzen, die, mangels einer anderen Meßmöglichkeit im Alpenlaboratorium Schachen (Wettersteingebirge) ausschließlich bei kolorimetrischer Bestimmung gemessen werden konnten, lassen sich durch diese Verschiedenheit der beiden Meßmethoden erklären. Insofern gewinnt diese Gegenüberstellung an Bedeutung.

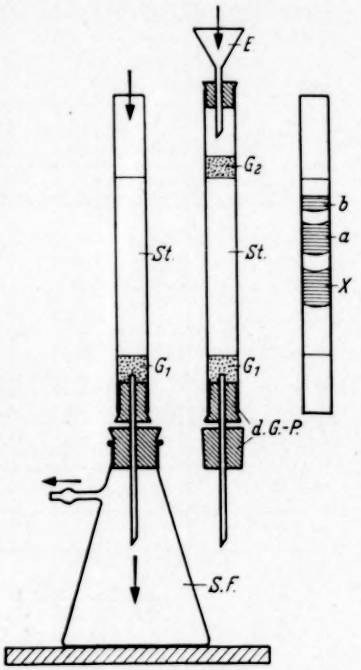

Abb. 2. Apparatur für die chromatographische Chlorophyllanalyse. *SF* Saugflasche; *ST* Stärke; G_1 Glaswolle; G_2 Glaswolle oder Watte; *E* Einfülltrichter; *dGP* durchbohrte Gummipfropfen; *a* Chlorophyll a; *b* Chlorophyll b; *X* Xanthophyll; an Stelle von Glaswolle wurde in der Regel Watte verwendet und G_2 erwies sich späterhin als überflüssig.

In Ergänzung zu den für Chlorophyll a und b ermittelten Extinktionskurven und deren vergleichender Darstellung bei Verwendung verschiedener Farbfilter (WENDEL 1948, Abb. 2) ist zum Vergleich der kolorimetrisch und photometrisch erlangten Absolutwerte die Eichkurve zur Bestimmung von Chlorophyll (a + b) notwendig. Durch Messungen der Extinktionen gestufter Lösungen in Konzentrationen von 0,1 bis 1,2 mg ($a + b$) im Verhältnis $a/b = 3/15\,cm^3$ Äther bei Filter S 66 in Absorptionsküvette mit 30 mm Schichtdicke (s) wurde eine solche ermittelt (Abb. 3). Herr Dr. MITTENZWEI (Organisches Institut der Technischen Hochschule München) hat mir wiederholt

die spektroskopische Prüfung sowie die Einwaagen zuvorkommend ermöglicht, wofür ich ihm Dank sage.

Zur kolorimetrischen Messung stand ein Tauchstiftkolorimeter (System DUBOSQ-HELLIGE, Freiburg i. Br.) zur Verfügung. Nicht absolut lichtechte Farbstandards (Anilinfarbstoffe) erforderten eine mehrmalige Nacheichung mittels reiner Chlorophyllösungen sowie jeweils eine Korrektur von deren Filterkonstante. Die rechnerische Ermittlung der

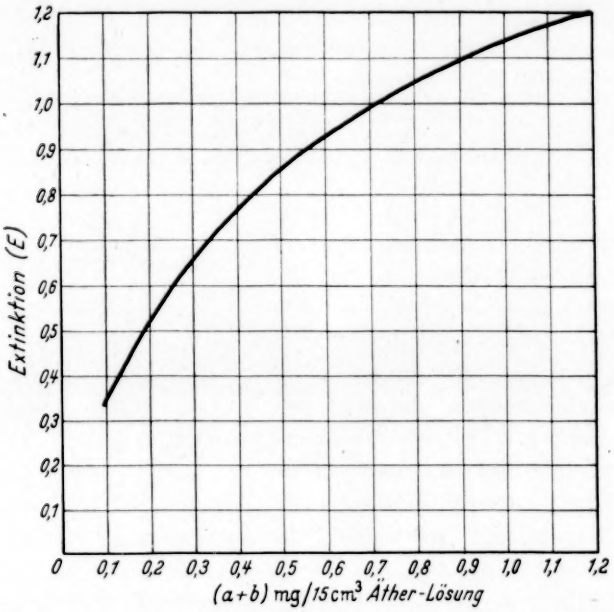

Abb. 3. Eichkurve zur Bestimmung von Chlorophyll $(a+b)$ im Verhältnis $a/b = 3$.

Absolutmengen geschah hier nach der Formel (bezogen auf die verwendete Stanzfläche F der zur Extraktion verwendeten Blattfläche)

$$X = \frac{10\,K \cdot V \cdot 100}{s \cdot 100 \cdot \text{cm}^2\,F},$$

worin X = die gesuchte Konzentration in Milligramm/Fläche, K = Filterkonstante, s = abgelesene Schichtdicke in Millimeter, V = konstantes Volumen der eluierten ätherischen Chlorophyll-Lösung und F = die ausgestanzte Blattfläche bedeuten. Als Voraussetzung galt die Gültigkeit des LAMBERT-BEERschen Absorptionsgesetzes (s. WENDEL 1948), als Bezugsgrößen selbsthergestellte Farbscheiben (Gelatine auf Glas); mit Hilfe von Chlorophyll-Lösungen bekannter Konzentration wurde *die* Farbstoffmenge „K" in Milligramm/100 cm³ ermittelt, welche bei einer Schichtdicke von s = 10 mm der Farbstärke des Farbglases (Grünfilter) gerade entsprach. Die Einstellung der Farbgleichheit

wurde unter Zwischenschaltung einer Rubinrotscheibe in den Strahlengang im Okular des Kolorimeters vorgenommen.

Die vergleichenden Messungen beider Methoden sollten 2. klären, ob die gegenüber der Photometrie absolut höher gefundenen Werte und Pigmentschwankungen nicht etwa durch die Summe — eigentliche Schwankung + physiologische Schwankung der Augenempfindlichkeit — vorgetäuscht werde; beide Meßmethoden wurden in Beziehung zu eventuell physiologischen Veränderungen im Sehvorgang untersucht,

Tabelle 1.

E = Extinktionswert, s = Schichtdicke, L_3 = z. B. Lösung 3 in der Reihe der gestuften Lösungen.

L_n	8 Uhr	13 Uhr	18 Uhr	L_n	8 Uhr	13 Uhr	18 Uhr
L_3	0,74	0,72	0,73	L_4	5,05	4,90	4,45
L_3	0,57	0,59	0,59	L_4	7,20	6,90	6,75

E-Werte im Mittel von 5 Ablesungen. s-Werte im Mittel von 5 Ablesungen.

d. h. eine kontsante Farblösung von der Farbintensität der Chlorophyll-Lösung an den festgesetzten Tageszeiten nach beiden Methoden auf eine Veränderung hin gemessen. Durch Lösungen von Filtergrün P 54 gelangte ich zu Standardlösungen, die den von GUTHRIE (1928) beschriebenen „standard for chlorophyll-determinations" an Stabilität übertrafen. Die tabellarische Gegenüberstellung zeigt den Bereich, in welchem die sonst gemessenen E-Werte meiner Chlorophyll-Lösungen zu liegen kommen.

Tabelle 2.

L_n	8 Uhr	13 Uhr	18 Uhr
L_3	0,016	0,006	0,000
L_4	0,015	0,010	0,005

E-Unterschiede vom Mittel der 3 Ablesungen eines Tages.

Auf Grund solcher Vergleiche konnten wir feststellen:

1. Bei konstanter Farblösung ist die physiologische Schwankung in der Augenempfindlichkeit bei kolorimetischer Messung *deutlich größer* als bei der Bestimmung im Pulfrich-Photometer. Die Unterschiede der morgens, mittags und abends abgelesenen E-Werte vom Mittel dreier Ablesungen des Tages liegen nach der letzteren Bestimmungsmethode *unterhalb der Extinktionsdifferenz von 0,02.*

2. Diese Extinktionsdifferenz kann im Vergleich zu den von SEYBOLD (1942) angegebenen Abweichungen bis zu 2%, die „schon durch die photometrische Ablesung bedingt sein können" (zit. nach SEYBOLD, ebenda) und auch zu den von MONTFORT (1942) gemachten Angaben einer möglichen Abweichung von $\pm$ 2% als höchst befriedigend bewertet werden.

3. Im Gegensatz zu den E-Werten weisen die s-Werte größere Abweichungen auf; durch die rechnerische Ermittlung der Absolutmengen

muß diese physiologische Schwankung in der Augenempfindlichkeit zur Erhöhung des Absolutwertes derartig beitragen, daß der zur Extinktion gehörige, direkt aus der Eichkurve ablesbare Absolutwert vergrößert erscheint. Die Frage der absoluten Konstanz oder der Beweis einer reversiblen Schwankung des Chlorophyllgehaltes bleiben unberührt, doch sei zum Abschluß dieser methodischen Betrachtung die Tabelle 3 angeführt, aus welcher die soeben besprochenen Verhältnisse ersichtlich sind, und die noch deutlicher als die obige Überlegung auch *die* Erklärung für die von BUKATSCH publizierten hohen Schwankungsbeträge im Chlorophyllgehalt alpiner Pflanzen zu geben vermag.

Tabelle 3. *Vergleichende Gegenüberstellung kolorimetrisch und photometrisch gemessener Chlorophyllschwankungen im Ablauf eines Tages.*

Objekt	E-Wert / s-Wert	Veränderungen im E-Wert und V/s-Quotienten			Durch Eichkurve bzw. Formel ermittelte Absolutmenge $(a+b)$ in mg/F		
Ficus elastica	E	0,760	0,835	0,830	0,392	0,467	0,470
	V/s	3,27	4,60	3,23	0,621	0,847	0,614
	E	0,860	0,940	0,910	0,508	0,616	0,574
	V/s	5,66	6,00	5,76	1,075	1,140	1,094
	E	0,943	0,990	0,944	0,618	0,716	0,620
	V/s	6,00	7,50	4,21	1,140	1,425	0,800
Ficus altissima	E	0,866	0,932	0,850	0,516	0,600	0,495
	V/s	3,21	4,46	3,26	0,633	0,880	0,642
	E	0,815	0,891	0,823	0,450	0,522	0,458
	V/s	2,54	3,55	2,56	0,500	0,700	0,458
		Morgen	Mittag	Abend	Morgen	Mittag	Abend

Über den Nachweis und das Ausmaß reversibler Chlorophyllschwankung nach unserer obigen Analyse und Meßmethode soll an anderer Stelle berichtet werden.

Zusammenfassung.

Es wird eine chromatographische Analyse für Rohchlorophyll-Lösungen beschrieben und bei Erörterung der Einwände gegen das Verfahren sowohl der Reinheitsgrad als auch die Zuverlässigkeit der Komponententrennung durch spektralanalytische Aufnahme bewiesen. In einer Gegenüberstellung der photometrischen und kolorimetrischen Meßmethoden wird versucht, die Ursächlichkeit der Erhöhung der Absolutwerte bei der kolorimetrischen Meßmethode in der zusätzlichen physiologischen Schwankung der Augenempfindlichkeit zu finden und diese Methode zur exakten Absolutbestimmung als unzureichend zu verwerfen. Andererseits wird die photometrische Messung als überlegen und zuverlässig für Chlorophyllanalysen bewiesen.

Die experimentellen Unterlagen der vorliegenden Veröffentlichung, die eine Fortsetzung meiner kürzlich publizierten „Beiträge zur photometrischen Messung von Chlorophyll-Lösungen" darstellt, bilden mit diesen den gesamtmethodischen

einen Teil meiner noch unveröffentlichten Untersuchungen, die mir von Sommer 1939 bis Oktober 1940 und während meines Genesungsurlaubes von Februar 1942 bis Februar 1943 durch Herrn Prof. Dr. F. C. von Faber am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München ermöglicht worden sind. Für seine Unterstützung und jegliche Förderung bin ich ihm sehr zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Bukatsch, F.: Z. Naturw. **5**, 263 (1939); **6**, 197 (1940); **8**, 79 (1942). — Jb. Bot. **292** (1942). — Guthrie, J.: Amer. J. Bot. **15**, 86 (1928). — Montfort, C.: Bot. Archiv **40**, 571 (1940). — Planta (Berl.) **32**, 121 (1941). — Montfort, C., u. G. Zöllner: Bot. Archiv **43**, 393 (1942). — Pirschle, K.: Z. Abstamm.lehre **80**, 126 (1942). — Seybold, A.: Planta (Berl.) **26**, 491 (1937); **42**, 259 (1941); **43**, 71 (1942). — Seybold, A., u. K. Egle: Planta (Berl.) **28**, 871 (1938). — Spohn, H.: Planta (Berl.) **23**, 657 (1930). — Stocker, O.: Z. Bot. **34** (1939). — Strott, A.: Jb. Bot. **86** (1938). — Tswett, M.: Ber. dtsch. bot. Ges. **24**, 384 (1906). — Wendel, K.: Z. Naturw. **6**, 327 (1940). — Diss. der Naturwissenschaftlichen Fakultät München 1940. — Planta (Berl.) **36**, 71 (1948). — Willstätter, R., u. A. Stoll: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. 1918. — Winterstein, A., u. G. Stein: Zit. nach Klein, Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. 4/2, S. 1403. 1933. — Zechmeister, L.: Die chromatographische Adsorptionsanalyse 1938.

Dr. Kurt Wendel, (22b) Ingelheim a. Rhein,
Chem. Fabrik C. H. Boehringer Sohn (Wissenschaftliche Abteilung).

Planta, Bd. 37, S. 612—625 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Greifswald.

DIE ABHÄNGIGKEIT DER FRUCHTKÖRPERENTWICKLUNG BEI COPRINUS LAGOPUS VON INNEREN UND ÄUSSEREN FAKTOREN.

Von

KÄTHE VODERBERG.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 20. Mai 1949.)

Obwohl durch BREFELD 1877 (3), GRÄNTZ 1898, LAKON 1907, BULLER 1905, KNOLL 1909, SCHENCK 1919 und BORRISS 1934 die Fruchtkörperentwicklung in Abhängigkeit von äußeren Faktoren, insbesondere vom Licht, studiert wurde, blieben eine Reihe von Fragen offen, zu deren Lösung diese Arbeit einen kleinen Beitrag liefern soll.

Methodisches. Die Untersuchungen wurden an *Coprinus lagopus* ausgeführt, den ich in kleinen Gläschen, die 2,7 cm im Durchmesser und 3,6 cm hoch waren, auf Pferdemist kultivierte. Die Kulturgläschen standen in Deckelschalen, deren Böden wasserbedeckt waren, um eine genügende Luftfeuchtigkeit zu erhalten. Ehe ich beimpfte, sterilisierte ich das Substrat an zwei aufeinanderfolgenden Tagen 20 min lang bei 100°. Beimpft wurde mit kleinen Fruchtkörperstückchen, die schnell Mycel bildeten. 10—20 Wochen lang ließ ich die Kulturen im Thermostaten bei 20° wachsen und fruchten.

Die Fruchtkörperanlagen von *Coprinus lagopus* stellen kugelige Hyphenknäuel dar, die sich in der ersten Entwicklungsphase (1.—3. Stadium nach BORRISS) zu kleinen weißen Gebilden, die in Stiel, Hut und Volva differenziert sind, entwickeln; in der zweiten Phase färbt sich der Hut schwarz (4. Stadium nach BORRISS); dann folgt eine plötzliche Stielstreckung (5. Stadium) von etwa 2 auf etwa 12 cm mit Aufspannen des Hutes und Ausstreuen der Sporen. Gewöhnlich dauert die Fruchtkörperentwicklung vom 1. bis zum 5. Stadium 3—5 Tage. Es können aber viele Tage vergehen, ehe eine Fruchtkörperanlage überhaupt mit der Entwicklung beginnt, die Entwicklung kann in den ersten drei Stadien steckenbleiben, selbst im 4. und 5. Stadium kann durch äußere Faktoren, insbesondere durch Lichtmangel, eine starke Verzögerung der Vorgänge herbeigeführt werden.

1. Gegenseitige Beeinflussung der Fruchtkörper.

Von BREFELD und BORRISS ist die Frage aufgeworfen worden, ob die Fruchtkörperanlagen sich gegenseitig beeinflussen. BREFELD (Untersuchungen, H. III, S. 27) wies an den Fruchtkörpern, die aus den Sklerotien von *Coprinus stercorarius* aufwachsen, nach, daß ein sich entwickelnder Fruchtkörper alle anderen Anlagen an der Weiterentwicklung hindere. Und BORRISS (1934a) schreibt: „Auf jedem Kulturgläschen kommen zu gleicher Zeit in der Mehrzahl der Fälle nur ein,

manchmal zwei, selten drei Fruchtkörper zur Sporenreife. Offenbar bildet das gesamte vegetative Mycel eine enge physiologische Einheit, und die Wirkungen einer sich entwickelnden Fruchtkörperanlage teilen sich dem ganzen System mit. Schon ein geringer Entwicklungsvorsprung genügt, um das Wachstum sämtlicher anderer Anlagen zugunsten dieser einen zu unterdrücken; kommen zwei oder mehr zur Reife, so verläuft ihre Entwicklung vollständig synchron."

Da ich die Fruchtkörperbildung bei *Coprinus lagopus* als Gemeinschaftsleistung eines bestimmten Mycelkomplexes erkannt habe (Voderberg 1949), erschien mir die Frage nach der gegenseitigen Beeinflussung der Fruchtkörperanlagen einer näheren Prüfung wert. Insbesondere mußte nachgeprüft werden, ob Brefelds Befund auch für Pilze, die keine Sklerotien ausbilden, gilt.

Im Lichte der Auxinforschung wäre die Hemmung der übrigen Anlagen durch eine sich entwickelnde durchaus verständlich.

Daß in den Borrissschen Gläschen (2,7 cm × 3,6 cm) höchstens 3 Fruchtkörper gleichzeitig zur Entwicklung kommen, fiel auch mir auf. Ob sich diese Tatsache aber nur durch die Annahme einer inneren Verbundenheit erklären läßt, erschien mir fraglich, und darum prüfte ich, ob nicht äußere Faktoren, z. B. die Kulturgefäßform, einen Einfluß auf die Zahl gleichzeitig sich entwickelnder Fruchtkörper ausüben könne.

Ich drückte je 50 g Pferdemist gleicher Herkunft in Schalen mit einem Durchmesser von a) 9,5, b) 5,5, c) 4,2 und d) 2,5 cm und den entsprechenden Höhen: 0,5, 1,6, 3,1 und 7 cm. Als höchste Zahl gleichzeitig sporenreifer Fruchtkörper fand ich im Kulturgläschen a 13, im Kulturgläschen b 7, im Gefäß c 6 und im Gefäß d 3. Um den gesamten Fruchtungsverlauf zu veranschaulichen, greife ich aus den je 15 Kulturen eine besonders typische heraus, deren Fruchtung in Tabelle 1 aufgezeichnet ist. Es ist jeweils die Zahl der geschossenen Fruchtkörper an den einzelnen Kulturtagen (von der Beimpfung an gerechnet) eingetragen.

Die Fruchtung im letzten Glas unterscheidet sich wesentlich von der in den übrigen Gläsern. Sie beginnt zwar am gleichen Tage, es werden jedoch weniger Fruchtkörper ausgebildet, und ihre Reifung erstreckt sich auf einen viel größeren Zeitraum. Während in den ersten Gläsern die Fruchtung am 31. Tage beendet ist, zeigen sich auf dem letzten bis zum 71. Tage noch Fruchtkörper. Dieses Glas hat eine im Verhältnis zur Höhe sehr kleine Oberfläche, während alle anderen Gefäße mehr breit als hoch sind. Die Menge des Oberflächenmycels ist darum auch geringer als in den anderen Gefäßen, und der oberflächlichen Mycelmenge entsprechend können zur Zeit nur wenig Fruchtkörper ausgebildet werden. Dafür kann das Substrat für längere Zeit immer

neuen Mycelsträngen Raum geben, wodurch die Fruchtung auf einen längeren Zeitraum auseinandergezogen wird.

Die Zahl der gleichzeitig sich entwickelnden Fruchtkörper ist je nach der Größe der Oberfläche beschränkt. Eine Ausnahme davon bilden Kulturen, die lange Zeit im Dunkeln gestanden haben. Die Fruchtkörper vergeilen, kommen nicht zur Sporenreife, unverändert langsam und schließlich gar nicht mehr fortwachsend bleiben sie über Monate hin erhalten. Die weiteren Anlagen kommen nach und nach zur Entwicklung, und die Kulturgläser sind schon nach wenigen Wochen mit einer unübersehbaren Anzahl dünner, kleiner und großer, vergeilter Fruchtkörper bedeckt. Darüber hinaus werden aber vielfach noch weitere angelegt — im ganzen ist die Anlage von Fruchtkörpern bedeutend größer als bei Lichtkulturen.

Tabelle 1.

Kultur	a	b	c	d
	9,5×0,5	5 5×1 6	4,2×3,1	2,5×7
12. Tag	1			
13. „	3		2	
14. „	6	4	*6*	1
15. „	4		2	*3*
16. „	1			1
17. „	1			
18. „				
19. „	1	*7*	3	
20. „	7			
21. „	*13*	1	1	
22. „			1	
23. „				
24. „	1	2		
25. „	2	1		1
26. „	3			
27. „		2		
28. „			2	
29. „		1		
30. „	1	1	1	1
31. „				
32. „				1
35. „				1
39. „				
43. „				1
45. „				1
49. „				1
54. „				1
63. „				1
70. „				1
71. „				1
Insgesamt	44	19	19	15

Für *Coprinus stercorarius* gibt BREFELD (3, S. 404) genau das Gegenteil an. Nach ihm bringt *Coprinus stercorarius* im Dunkeln nur wenig Fruchtkörper hervor, während die Hellkulturen üppig fruchteten. Wenn letztere „erschöpft" waren, brachte er die Dunkelkulturen auch ins Licht, dann begannen diese mit einer üppigen Fruchtung. Bei *Coprinus ephemerus* fand er gleich viel Fruchtkörperanlagen im Dunkeln wie im Hellen, das gleiche konnte ich an *Coprinus ephemeroides* beobachten, wodurch eine Brücke zum Verhalten des *Coprinus lagopus* hergestellt ist.

Interessant ist bei den Dunkelkulturen jedoch nicht diese vermehrte Fruchtkörperanlage, von denen etwa 5—15 länger wachsen und die

anderen überragen, viel interessanter ist die andere Möglichkeit der Entwicklung für Dunkelkulturen, die man ebenso häufig beobachten kann: Es werden sehr viele Anlagen gebildet, aber keine von ihnen erreicht eine Größe über 1 mm. Dabei handelt es sich nicht um Sklerotien, denn schon morphologisch kann man bei den größeren Formen die Differenzierung in Stiel und Hut unterscheiden, bei den winzigen Hyphenknäueln erkennt man unter dem Mikroskop ihre Struktur als die ganz junger Fruchtkörperanlagen. Außerdem sind Sklerotien bei *Coprinus lagopus* noch niemals beobachtet worden, und meine Versuche, diese verkümmerten Fruchtkörper in frischem Mist zu neuem Leben zu erwecken, blieben stets erfolglos. Dieses „Sternhimmelstadium" ist für Dunkelkulturen ganz charakteristisch. Ich fand eine solche Kulturentwicklung auch bei meinen Nährstoffversuchen, vornehmlich, wenn ich Harnstoff als Stickstoffquelle wählte. Offenkundig liegt hier eine Stoffwechselstörung des Mycels vor — die Fruchtung wird dann nicht als Gemeinschaftsarbeit durchgeführt, sondern jeder kleine Myceabschnitt bildet Anlagen aus, die er nicht zu einem großen Fruchtkörper aufbauen kann.

Auch in der Natur beobachtete ich einen solchen veränderten Fruchtungsgang, und zwar bei *Coprinus porcellanus*. Auch hier werden von einem bestimmten Mycelabschnitt gleichzeitig nur ein oder mehrere Fruchtkörper gebildet, allerdings kann die Zahl der gleichzeitig sich entwickelnden Fruchtkörper bei sehr günstigen Bedingungen auf 30 anwachsen. Dabei reicht oft, vor allem im Spätherbst, die Kraft des Mycelabschnittes nicht aus, um alle diese angelegten Fruchtkörper zur Sporenreife zu bringen — die Anlagen bleiben alle, ohne daß sich eine oder zwei zur vollen Sporenreife entwickeln, im gleichen Zustand des ersten oder zweiten Entwicklungsstadiums stehen, in dem sie nach Wochen verkümmern.

Es fällt auf, daß bei allen Hellkulturen gleich zu Beginn der Fruchtung sehr viele Fruchtkörper angelegt werden, von denen nur ein oder zwei, nach einiger Zeit wieder ein oder zwei usw. sich zur Stielstreckung und Sporenaussaat heranbilden. Diese Erscheinung scheint die Theorie zu stützen, daß ein sich entwickelnder Fruchtkörper die anderen hemme.

Ich zerstörte in vielen Kulturen jedesmal alle Fruchtkörperanlagen bis auf eine, die sich nach der oben genannten Theorie nun schnell zur Sporenreife hätte entwickeln müssen. Das traf aber nicht zu. In einigen Fällen entwickelte sich dieser Fruchtkörper schnell weiter, oft aber blieb er — auch ohne Konkurrenz — im ersten oder zweiten Entwicklungsstadium stehen, nach einiger Zeit entstand eine neue Anlage aus der Kultur, die zur Stielstreckung und Sporenaussaat kam. Ein zwei- oder dreimaliges Zerstören der Fruchtkörperanlagen hatte zur Folge,

daß die Kultur in kurzer Zeit überhaupt keine Fruchtkörper mehr zur Sporenreife brachte. Es wird in den ersten Fruchtungstagen ein großer Teil der überhaupt zur Entwicklung kommenden Fruchtkörper angelegt, die sich später entweder weiterentwickeln oder in den ersten Stadien verkümmern. Daß nicht gegenseitige Beeinflussung, sondern eine innere Veranlagung vieler Fruchtkörper oder ihrer aufbauenden Mycelkomplexe sie an der schnellen Entwicklung bis zur Sporenreife hindert, sah ich auch durch direkte Beobachtung der einzelnen Anlagen, die ich in den Kulturen markierte und in ihrer gesamten Entwicklung verfolgte.

Offenkundig verhält sich *Coprinus lagopus* also wesentlich anders als *Coprinus stercorarius*, bei dem BREFELD eindeutig eine gegenseitige Beeinflussung der Fruchtkörperanlagen feststellen konnte. Dieser Unterschied beruht aller Wahrscheinlichkeit nach auf dem Vorhandensein von Sklerotien bei *Coprinus stercorarius*. Sklerotien sind streng abgegrenzte Myceleinheiten, die nur einen Fruchtkörper ausbilden können. Wird dieser zerstört, so entwickelt sich aus einer der vielen Anlagen ein neuer. Bei *Coprinus lagopus* wachsen die Fruchtkörper aus dem freien Mycel. Zwar ist auch hier ein bestimmtes Mycelaggregat für den Aufbau eines Fruchtkörpers nötig (VODERBERG 1949), aber da es vom übrigen Mycel nicht streng abgegliedert ist, ist die Zahl der Fruchtkörper nicht streng begrenzt.

2. Einfluß des Lichtes auf die Fruchtkörperentwicklung.

BORRISS bemerkte, daß die 2 oder 3 Fruchtkörper, die gleichzeitig in einem Kulturgläschen wachsen können, sich stets vollständig synchron entwickeln. Wenn keine gegenseitige Beeinflussung besteht, bleibt die Frage nach dem Grund dieser Erscheinung offen. Da die Stielstreckung stets während der Nacht erfolgt, vermutete ich eine Abhängigkeit der Fruchtkörperentwicklung vom Licht. Seit BREFELD (3, S. 404) ist bekannt, daß im Dunkeln die Fruchtkörperstiele der *Coprini* immer weiterwachsen, vergeilen, ohne einen normalen Hut auszubilden. Damit kommen auch keine Sporen zur Reife. Die Fruchtkörper bleiben der inneren Entwicklung nach in der ersten Phase stehen. Nur die optimale Temperatur von 25° kann gelegentlich Dunkelfruchtkörper — allerdings meistens verkümmert — zur Fruchtreife bringen, die bei niedrigerer Temperatur vergeilt zugrunde gegangen wären. Ebenso können Berührungsreize Dunkelpilze bis zur Fruchtreife fördern (BORRISS, 1934 b).

Um sich normal bis zur Sporenreife entwickeln zu können, brauchen Fruchtkörper von *Coprinus stercorarius* nach BREFELD (3, S. 404) mindestens 15 Std Belichtung. Er gibt zwar keine Intensität seiner Lichtquelle an, doch vermute ich, daß er seine Kulturen sommerlichem Tageslicht aussetzte.

Nach meinen Untersuchungen kann die Lichtmenge, die Fruchtkörpern von *Coprinus lagopus* die normale Ausbildung gestattet, sehr viel kleiner sein, nämlich dann, wenn sie von einer sehr schwachen Lichtquelle ununterbrochen geliefert wird. Schon eine kaum erkennbare Undichtigkeit im Dunkelthermostaten genügt, um unvergeilte reife Fruchtkörper sich entwickeln zu lassen. Deshalb ist *Coprinus lagopus* von BREFELD (Untersuchungen, H. VIII, S. 290) und SCHENCK zu den Pilzen gestellt worden, denen das Licht für die Entwicklung ihrer Fruchtkörper gleichgültig sein soll. Setzt man die Fruchtkörper aber einer kurzfristigen intensiven Belichtung aus, so brauchen sie eine bedeutend größere Lichtmenge, um normal ausreifen zu können. Die durch das Licht bewirkten Veränderungen scheinen langsam abzuklingen, so daß bei kurzfristiger Einwirkung viel größere Lichtmengen nötig sind.

Vergeilte Fruchtkörper von *Coprinus lagopus* zeigten keinen sichtbaren Lichteinfluß, wenn sie 1—10 min lang einer Belichtung von 2500—5000 Lux ausgesetzt worden waren. Blieben sie etwa 1 Std im Hellen und wurden dann in den Dunkelthermostaten zurückgebracht, so beobachtete ich am nächsten Tage eine Verdickung des kurz nach der Belichtungszeit gewachsenen Stielstückes — während des Weiterwachsens im Dunkeln ging diese Verdickung jedoch wieder zurück. Wenn vergeilte Fruchtkörper länger als 1 Std dem Licht ausgesetzt worden waren, blieb die im Licht angesetzte Verdickung erhalten, aber zur vollen Reife mit Stielstreckung und Sporenaussaat entwickelten sich die Fruchtkörper erst dann, wenn sie mindestens 12 Std einer Belichtung von 2500 Lux ausgesetzt worden waren.

Weiter suchte ich den Zeitpunkt zu ermitteln, wann einem Fruchtkörper die minimale Lichtmenge zugeführt werden muß, damit er sich normal entwickeln kann. Es interessiert nämlich, ob sich im Laufe der Entwicklung eine lichtempfindliche Periode auffinden läßt, in der der Fruchtkörper mindestens Licht erhalten muß.

Um diese Frage entscheiden zu können, zog ich zunächst Kulturen im Dunkeln heran, bis die ersten Fruchtkörperanlagen als winzige Pünktchen dem Auge bemerkbar wurden. Nach einer 12stündigen Belichtung mit 2500 Lux brachten 22 von 30 Kulturen Fruchtkörper zur Sporenreife — bei den restlichen hatte die Intensität des Lichtes nicht ausgereicht — ihre Fruchtkörper hatten zwar dick aufgesetzt, aber sie erreichten nicht die Sporenaussaat. Kulturen, die 15 Std mit 2500 Lux beleuchtet worden waren, zeigten alle nach einer Reihe von Tagen reife Fruchtkörper. Während aber die Fruchtkörperentwicklung im Hellen 3—5 Tage dauerte, zog sie sich in der auf die Belichtung folgenden Dunkelheit auf 7—20 Tage hin. Viele Fruchtkörper erreichten ungewöhnliche Längen. In Tabelle 2, Kulturreihe 4b gebe ich das Protokoll eines Versuches mit 5 Kulturen wieder, das einen charakteristischen

Entwicklungsverlauf der Fruchtung im Dunkeln nach 12stündiger Belichtung aufzeigt (Jede Kultur bringt 1—2 Fruchtkörper zur Sporenaussaat). Die Tabelle beginnt am 7. Tag nach der Belichtung, dann sind die Fruchtkörper schon 8 Tage alt oder sogar etwas älter.

Des weiteren belichtete ich Kulturen, auf denen bei Beginn der Belichtung noch keine Fruchtkörperanlagen zu sehen waren. Solche Kulturen, die nach der 12stündigen Belichtung Fruchtkörperanlagen aufwiesen, brachten auch welche zur Reife (s. Tabelle 2, Kulturreihe 12b), dagegen erhielt ich nur in einem einzigen Falle einen reifen Fruchtkörper auf einer Kultur, bei der auch nach der Belichtung noch keine Anlage sichtbar war, sondern erst am nächsten Tag. Aus diesen Versuchsergebnissen geht hervor, daß die Fruchtkörper schon im allerersten Stadium ihrer Entwicklung, wenn sie als kleines Hyphenknäuel dem Auge gerade sichtbar werden, voll lichtempfindlich sind. Dagegen können sich keine reifen Fruchtkörper ausbilden, wenn das Mycel vor der Bildung von Fruchtkörperanlagen belichtet wird und dann ins Dunkle kommt; selbst dann nicht, wenn das Mycel während seiner gesamten Wuchszeit bis kurz vor seinem Eintritt in die generative Phase im Licht gehalten wurde, wobei die oberflächlich gelegenen Stränge doch zum Lichtgenuß gelangen.

Tabelle 2.

	Versuch 4b	Versuch 12b
7. Tag	10_2*	
8. ,,		9_2
9. ,,	14_2	15_2
10. ,,		
11. ,,	18_2	
12. ,,	19_2	
13. ,,	17_2	
14. ,,		
15. ,,	5_1	
16. ,,		17_3
17. ,,	8_1	
18. ,,	6_1	
19. ,,		
20. ,,		15_3

Mit markierten Fruchtkörpern höheren Alters stellte ich fest, daß es in der Fruchtkörperentwicklung keine besondere lichtempfindliche Periode gibt. Es konnten sowohl Fruchtkörper, die nur wenige Stunden alt, als auch solche, die schon einige Tage im Dunkeln gestanden hatten, durch einen Lichtgenuß von 2500 Lux über 12 Std zu normaler Sporenaussaat gebracht werden. Fruchtkörper, die jedoch über eine Woche vergeilt gestanden hatten, ließen sich nicht mehr zur Sporenreife bringen; es erschienen nach Beleuchtung dann neue normale Fruchtkörper, während die älteren verkümmerten; auch eine schwächere, aber länger einwirkende Belichtung, die sich im allgemeinen als günstiger erwies, konnte sie nicht mehr zur Sporenreife fördern. Eine mehr als 8tägige Vergeilung hatte also Fruchtkörper soweit verändert, daß sie keine normale Sporenreife erreichen konnten.

* Die große Zahl gibt die Länge des geschossenen Fruchtkörperstieles in Zentimetern an, der Index seinen Durchmesser in Millimetern.

Fruchtkörper, die in all diesen Versuchen im Dunkeln geschossen waren, zeigten keinerlei Abhängigkeit vom Tagesrhythmus, es fand sich auch keine Gleichzeitigkeit der Stielstreckung, sondern die einzelnen Anlagen eines Kulturgläschens schossen gänzlich unbeeinflußt voneinander, oft nur um wenige Stunden in der Entwicklung unterschieden. Versuche mit Dauerbelichtung zerstreuten die letzten Zweifel daran, daß die Gleichzeitigkeit der Fruchtkörperentwicklung einzig durch Lichteinfluß des Tag-Nachtwechsels bedingt sei. Kulturen, im Dauerlicht von 2500 Lux herangezogen, fruchteten ohne Rücksicht auf den Tag-Nachtwechsel, und jeder Fruchtkörper begann stets ohne Rücksicht auf andere noch vorhandene Anlagen, gemäß seiner eigenen Reife, mit der Stielstreckung.

Ich untersuchte weiter, in welchem Stadium die gleichschaltende Wirkung des Lichtes beginnt. Dazu zog ich Kulturen im Tag-Nachtwechsel, bis markierte Fruchtkörper das erste, zweite, dritte oder vierte Entwicklungsstadium erreicht hatten. Alsdann begann ich mit der Dauerbelichtung. Zeigten Kulturen mehrere Fruchtkörper im vierten, dritten oder zweiten Entwicklungsstadium, ehe mit der Dauerbelichtung begonnen wurde, so fand sich häufiger synchrone Entwicklung, in einem Falle auch bei Kulturen, die bei Beginn der Dauerbelichtung nur Fruchtkörper des ersten Entwicklungsstadiums aufwiesen. Gänzlich verhindert wurde die Ausbildung von synchroner Entwicklung also nur durch Einsetzen der Dauerbelichtung vor Anlage der Fruchtkörper, d. h. das Licht beeinflußt die Dauer der einzelnen Entwicklungsprozesse schon vom ersten Augenblick an bis zur fertigen Ausbildung. Zu bestimmten Wachstumsprozessen brauchen schon die jüngsten Anlagen Licht, und sie müssen nachts auf dessen Einwirkung warten, wodurch sie mit den jüngeren Anlagen gleichgeschaltet werden. Daß aber auch im zweiten und dritten Entwicklungsstadium ebenfalls der Lichteinfluß auf die weiteren Entwicklungsprozesse groß ist, ersehen wir daraus, daß sich synchrone Entwicklung zeigt, wenn die Fruchtkörper in den ersten beiden Stadien dauerbeleuchtet, dann vom zweiten oder dritten Stadium ab dem Tag- und Nachtwechsel ausgesetzt wurden.

Bei den Versuchen im Dauerlicht ließ sich gut die hemmende Wirkung des Lichtes beobachten: Im Tag-Nachtwechsel gezogene Fruchtkörper warteten mit der Streckung bis zur zweiten Nacht, wenn sie bis zum Abend nicht das vierte Entwicklungsstadium erreicht hatten, in der ersten Nacht also noch nicht streckungsreif waren. Am Morgen ins Dunkle gebracht, begannen sie sofort mit der Streckung. Andererseits schossen Fruchtkörper, die am Abend das vierte Stadium gerade erreicht hatten, in der darauffolgenden Nacht, sie begannen jedoch erst am Morgen mit der Stielstreckung, wenn sie die Nacht über im Dauerlicht gehalten wurden.

3. Abhängigkeit der Stielstreckung (5. Stadium) von äußeren Faktoren.

Nach GRÄNTZ (1898), KNOLL (1912) und BORRISS (1934) sind die Fruchtkörper in der ersten Entwicklungsphase vom Mycel abhängig, aus dem sie Nahrung und Wasser erhalten. In der zweiten Entwicklungsphase jedoch, mit Beginn der Schwarzfärbung des Hutes streckt sich der Stiel und spannt sich der Hut auf, auch wenn die Fruchtkörper losgelöst vom Mycel in einer feuchten Kammer gehalten werden. Die Dauer des Streckungsvorganges und die erreichte Länge hängen stark

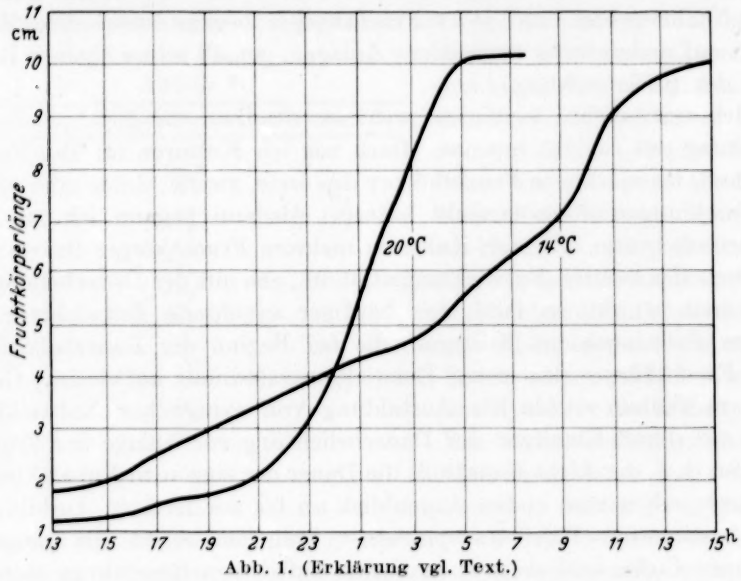

Abb. 1. (Erklärung vgl. Text.)

von äußeren Faktoren ab. Während z. B. bei einer Temperatur von 8—15° vom Beginn der Stielstreckung bis zur Sporenaussaat 20—24 Std vergehen, wird die gleiche Entwicklung bei 20° in 10—12 Std durchlaufen (Abb. 1).

Große Lufttrockenheit zwingt die Fruchtkörper zur Wasserabgabe, sie werden dadurch an der Streckung verhindert, sie vertrocknen. Ob für die Stielstreckung jedoch eine Wasseraufnahme notwendig sei, war lange umstritten. KNOLL (1909) glaubte, daß die Zellen während der Stielstreckung ihr Volumen durch Wasseraufnahme vergrößerten. Da sie dieses Wasser aber nicht aus dem Mycel aufnehmen — sie strecken sich losgelöst vom Mycel ebenso — glaubte er, daß die wassererfüllte Markhöhle das nötige Wasser liefere. Seine Fruchtkörper streckten sich jedoch normal, wenn dieses Wasser durch Ausblasen entfernt wurde. BORRISS untersuchte, ob die Fruchtkörper das erforderliche Wasser vielleicht der sie umgebenden feuchtigkeitsführenden Luft entnähmen.

Aber er fand auch normale Stielstreckung in Gläsern, deren Böden mit recht konzentrierten Schwefelsäure-Wassergemischen bedeckt waren, so daß die Dampfdruckerniedrigung die Saugkraft der Stielzellen übertraf. Er berechnete, daß das Gesamtvolumen der gestreckten Fruchtkörperstiele um 60% größer sei als das der ungestreckten Stiele. Die durchschnittliche Zellbreite sinkt nämlich von 60,8 μ auf 33,6 μ, die Zellänge wird im Verhältnis 1:5,2 vergrößert. Fände keine Zellbreitenverminderung statt, so müßte die Streckung eine 400—500%ige Zellvolumenvergrößerung mit sich bringen. Die Volumzunahme bei der Stielstreckung ist also recht klein, und sie kann nach BORRISS durch die kleinen Wassermengen, die in den Zwischenhyphenräumen enthalten sind, gedeckt werden. Diese geringe Volumenvergrößerung der Zelle während der Stielstreckung scheint mir für den eigentlichen Streckungsvorgang nur von untergeordneter Bedeutung zu sein. Die Streckung würde vermutlich genau so verlaufen, wenn gar keine Volumvergrößerung stattfände. Das mag bei manchen Fruchtkörpern auch der Fall sein, denn wenn die durchschnittliche Zellbreite statt von 60,8 μ auf 33,6 μ, von 68,7 μ auf 30 μ absinkt, so kann eine Streckung von 2 auf 10,5 cm ohne Volumvermehrung vor sich gehen. Außerdem kann selbst, wenn die Verringerung der Zellbreite nicht so bedeutend ist, die Streckung des Stieles ohne Volumzunahme dadurch erreicht werden, daß der Gewebeschlauch um den mittleren Hohlraum des Stieles dünner wird, also aus weniger Hyphenschichten bestehend. Das geschieht, wenn die Hyphen sich gegeneinander verschieben, wodurch auch wieder Zellmaterial, das vorher der Verdickung des Stieles diente, zur Stielverlängerung herangezogen wird. Ein solches Schmalerwerden der Stielwand ist stets zu beobachten. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die Fruchtkörper zu Beginn der Streckung meistens Wasser in Tropfenform auspressen. Da ich meine Pilze in wasserdampfgesättigter Luft hielt, konnte ich zuweilen die Abgabe recht erheblicher Wassermengen — bis zu 7 großen Tropfen — beobachten. Hierbei dürfte es sich um das überschüssige Wasser aus der Markhöhle und den Zwischenhyphenräumen handeln, das nicht in die Zellen aufgenommen wird. Dann füllen sich diese Räume mit Luft, was an der Weißfärbung der vorher glasig durchsichtigen Stiele zu erkennen ist. Nur am Grunde der Fruchtkörper bleibt ein wasserhaltiges, glasiges Gewebe erhalten.

Eigentümlich ist das Verhalten der Fruchtkörper, die, vom Mycel abgelöst, nicht in eine feuchte Kammer, sondern in Wasser gelegt werden. SCHOCH-BODMER (1936, 1939) untersuchte Gramineenfilamente, deren plötzliche Streckung von etwa 2 mm auf 14 mm jener bei *Coprinus* ähnelt. Sie fand, daß diese sich — kurz vor der normalen Streckung aus der Blüte herausgelöst — in Wasser getaucht auch streckten,

ebenso, wenn auch langsamer, in destilliertem Wasser, und sogar in Paraffinöl eine wesentliche Verlängerung erfuhren. Auch in Stücke geschnittene Filamente streckten sich so stark, daß ihre Gesamtlänge nicht hinter der unzerschnittener zurückblieb. Filamente, die beim Einlegen in Paraffinöl 3,5 mm lang waren, streckten sich auf 14 mm, solche mit einer Länge von 2 mm streckten sich auf etwa 7—9 mm, solche unter 2 mm streckten sich nicht. Die jungen Filamente sind also auf eine Zufuhr aus der Blüte angewiesen, während der Streckung verlieren sie die Abhängigkeit von der Unterlage gänzlich.

Ähnliche an *Coprinus*-Fruchtkörperstielen ausgeführte Versuche brachten wesentlich andere Ergebnisse: Fruchtkörper der ersten Entwicklungsphase (Hut noch weiß) streckten sich in Paraffinöl, Wasser oder in feuchter Luft aufgehängt nicht. Bei größeren Fruchtkörpern wurden höchstens die Hüte schwarz. Auf feuchtem Fließpapier liegend, konnten sich einzelne von 1,2, 1,5 und 2,2 cm auf etwa 4,5, 7 und 9 cm strecken. Es scheint hier der Berührungsreiz begünstigend zu wirken.

Fruchtkörper der zweiten Entwicklungsphase (mit schwarzem Hut) streckten sich, auf feuchtes Fließpapier gelegt oder in feuchter Luft aufgehängt, normal — und zwar erreichten zerschnittene Fruchtkörper dieselbe Gesamtlänge (die Einzellängen summiert) wie unzerschnittene. Auch längsaufgespaltene Fruchtkörperstiele streckten sich normal. In Paraffinöl fand keine Stielstreckung statt, selbst dann nicht, wenn die Fruchtkörper im Substrat schon eine beträchtliche Länge erreicht, wenn sie also schon die Hälfte der Streckungsperiode hinter sich hatten. Bei Luft- und Wasserabschluß vermochten sich die Fruchtkörper von *Coprinus lagopus* also nicht zu strecken. Da sie in den Zwischenhyphenräumen und unter dem gelösten Hut immer etwas Wasser und Luft mitführten, fand im Paraffin eine kleine Nachstreckung, z. B. von 3,5 cm auf 4 cm statt.

In Wasser streckten sich die Fruchtkörper der zweiten Entwicklungsphase nur dann, wenn sie mit Luft in Berührung kamen, also wenn sie an der Oberfläche schwimmen konnten. Schloß ich die Fruchtkörper von der Luft ab, entweder durch Aufbringen einer Paraffinschicht auf die Oberfläche des Wassers oder durch Infiltration der Fruchtkörper mit Wasser (Vakuuminfiltrationsmethode), wodurch sie zum Untersinken gezwungen wurden, so streckten sie sich nicht. Die Ersetzung der Luft in den Zwischenhyphenräumen des Fruchtkörpers durch Wasser selbst verhinderte die Streckung nicht, wie ich an Kontrollfruchtkörpern feststellte, die nach der Entlüftung auf Fließpapier gebracht wurden, wo sie sich normal streckten. Ich legte Fruchtkörper auch in Gefäße ein, die mit Wasser bis zum Rande gefüllt waren und drückte mit einem Glasdeckel die Fruchtkörper in das Wasser, so daß sich kein Luftbläschen

zwischen Wasser und Deckel befand, auch bei dieser Versuchsanordnung fand keine Stielstreckung statt. Die Zwischenhyphenluft stand hierbei den Fruchtkörpern zur Verfügung, auch bildeten sich meist kleine Luftbläschen aus dem Wasser. So kam es, je nach der eingeschlossenen Luftmenge, zu einer geringen Nachstreckung. Schloß ich eine Luftblase zwischen Wasser und Deckel ein, so hing die Größe der Stielstreckung von der Größe der Luftblase ab.

Es scheint die Luft zur Stielstreckung unbedingt erforderlich zu sein. Ich vermutete, daß das Auspressen des Wassers und die Aufnahme der Luft in den Markhohlraum und die Zwischenhyphenräume im Wasser behindert sei, und daß dies die Streckung unmöglich mache. Aber auch Fruchtkörper, die sich bereits in der Streckung befanden, die also schon Luft in die Markhöhle aufgenommen hatten, streckten sich unter Wasser nicht weiter. Nahe liegt es, beim Streckungsprozeß eine verstärkte Atmung, ein verstärktes Sauerstoffbedürfnis anzunehmen. Entfernt man mit alkalischer Pyrogallollösung den Sauerstoff der Luft, so findet in der Restluft keine Stielstreckung statt. Dieses Ergebnis könnte auf dem herabgesetzten Luftdruck beruhen, deshalb ließ ich Fruchtkörper sich in teilweise evakuierten Lufträumen strecken. Durch eine so geringe Luftdruckherabsetzung wie sie bei der Absorption des Sauerstoffes durch Pyrogallol erfolgt, wird die Streckung nicht behindert. Bis zu einem Luftdruck von 0,3 Atm. findet keine Beeinflussung der Streckung statt, erst bei einem solchen von 0,08 Atm. im Versuchsraum wird die Streckung gänzlich gehindert. In dem dazwischenliegenden Bereich von 0,08—0,3 Atm. findet eine beschränkte Streckung der Fruchtkörper statt, mit wachsendem Luftdruck und damit wachsender Sauerstoffmenge wächst die erreichte Länge der Fruchtkörperstiele. Allerdings zeigen sich dabei starke individuelle Unterschiede, es gelangten gelegentlich solche zur Beobachtung, die bei 0,3 Atm. einen geringen Längenzuwachs erfuhren, während andere bei 0,1 Atm. sich beträchtlich verlängerten.

Die hier gefundenen Werte lassen eine Erklärung der Wasserversuche zu. Je nach der Größe der Luftblase und des damit zur Verfügung stehenden Sauerstoffs kann eine schwächere oder stärkere Stielstreckung durchgeführt werden. Erstaunlich ist nur, daß die Hyphen nicht imstande sind, die Atemluft dem Wasser zu entnehmen.

Beimengungen von Chloroform, Äther oder Ammoniak zur Luft hemmen die Stielstreckung, in fast reiner Leuchtgasatmosphäre jedoch vermögen sich die Fruchtkörper normal zu strecken, ebenso in fast reiner Wasserstoffatmosphäre. Der Atmungssauerstoff muß hier aus den geringen Beimischungen von Luft genommen werden. Daß dies möglich ist, macht das Unvermögen der Fruchtkörper, in stark lufthaltigem Wasser die Streckung durchzuführen, noch auffälliger. Hält man Frucht-

körper einen Tag im Vakuum, so daß sie sich nicht strecken können, und bringt man sie dann in gewöhnliche Luft zurück, so beginnen sie sofort mit der Streckung. Bringt man aber Fruchtkörper, die einen Tag im Wasser gelegen haben, in die feuchte Kammer, so sind sie nicht mehr imstande, sich zu strecken. Schon nach einem Aufenthalt von 2 Std in Wasser sind die Fruchtkörper soweit geschädigt, daß sie sich in Luft nicht mehr zu strecken vermögen. Nach 2 Std dürften sie den größten Teil des Sauerstoffs der Zwischenhyphenräume verbraucht haben und zu einer geringfügigen Ruheatmung übergegangen sein. Das nachgeströmte Wasser verhindert einen erneuten Gasaustausch und damit die Wiederaufnahme der normalen Atmung, wenn die Fruchtkörper aus dem Wasser in die Luft zurückgeführt werden.

Zusammenfassung.

1. Bei *Coprinus lagopus* beeinflussen sich im Gegensatz zu *Coprinus stercorarius* die sich entwickelnden Fruchtkörperanlagen nicht.

2. Äußerst geringe Lichtintensität, die aber ununterbrochen einwirkt, vermag Fruchtkörper von *Coprinus lagopus* vor der Vergeilung zu schützen. Bei zeitlich beschränkter Einwirkung des Lichtes bedarf es einer sehr viel größeren Lichtmenge, um Vergeilung zu verhindern.

3. In der Entwicklung des Fruchtkörpers gibt es keine besondere lichtempfindliche Periode, für jede Stufe der normalen Entwicklung braucht der Fruchtkörper Licht.

4. Die synchrone Entwicklung der Fruchtkörper eines Kulturgefäßes beruht auf der gleichrichtenden Einwirkung des Tag-Nachtwechsels.

5. Vom Mycel losgelöste Fruchtkörper der zweiten Entwicklungsphase strecken sich, in eine feuchte Kammer gelegt, normal. Niedere Temperaturen verzögern den Streckungsprozeß. In Wasser überführte Fruchtkörper strecken sich nicht. Sie sind nicht imstande, aus dem Wasser Atemluft aufzunehmen.

Literatur.

1. BORRISS, H.: Beiträge zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. Planta (Berl.) **22**, 28 (1934). — 2. BORRISS, H.: Über den Einfluß äußerer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. Planta (Berl.) **22**, 644 (1934). — 3. BREFELD, O.: Über die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung der Pilze. Bot. Ztg **35**, 386 (1877). — 4. BREFELD, O.: Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Basidiomyceten III. H. VIII. 1889. — 5. BREFELD, O.: Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. H. III u. IV. 1877 u. 1881. — 6. BULLER, A. H. R.: The reactions of the fruit-bodies of *Lentinus lepideus* Fr. to external stimuli. Ann. Bot. **19**, 427 (1905). — 7. GRÄNTZ, E.: Über den Einfluß des Lichtes

auf die Entwicklung einiger Pilze. Diss. Leipzig 1898. — 8. KNOLL, FR.: Untersuchungen über Längenwachstum und Geotropismus der Fruchtkörperstiele von *Coprinus stiriacus*. S.ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **68**, 575 (1909). — 9. LAKON, G.: Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*. Ann. Mycol. **1907**. — 10. SCHENCK, E.: Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Bolbitius* und *Coprinus*. Beih. Bot. Zbl. **36**, 355 (1919). — 11. SCHOCH-BODMER, H.: Kurze Mitteilung zur Kenntnis der Filamentstreckung bei den Gramineen (Versuche mit *Anthoxanthum odoratum*). Planta (Berl.) **25**, 660 (1936). — 12. SCHOCH-BODMER, H.: Beiträge zur Kenntnis des Streckungswachstums der Gramineenfilamente. Planta (Berl.) **30**, 168 (1939). — 13. VODERBERG, K.: Zum Nähr- und Wirkstoffbedarf von *Coprinus lagopus*. Z. Naturforsch. **3b**, 272 (1948). — 14. VODERBERG, K.: Zur Fruchtkörperbildung von *Coprinus lagopus*. Planta (Berl.) **37**, 149 (1949).

Frau Dr. K. VODERBERG, (3b) Greifswald, Grimmerstr. 88.

Planta, Bd. 37, S. 626—634 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

ZUR BEWEGUNG DES FLUORESZEINS IN DEN SIEBRÖHREN*.

Von

WALTER SCHUMACHER.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Juni 1949.)

Die Frage nach der Mechanik der Stoffbewegungen in den Siebröhren konnte in den letzten Jahren experimentell so weit geklärt werden, daß wenigstens für den Transport gewisser Farbstoffe die Alternative: Lösungsströmung oder Molekularbewegung zur Diskussion gestellt wurde. Während meine eigenen Experimentalbefunde an den Farbstoffen Fluoreszein und Äskulin (1937) für eine Molekularbewegung sprachen, glaubte ROUSCHAL (1941) aus andersartigen Versuchen den Beweis ableiten zu können, daß das Fluoreszein passiv durch eine in den Siebröhren strömende Lösung mitgerissen würde und nur durch sekundäre Adsorption in das Plasma der Siebröhren gelange. Dies machte eine Nachprüfung seiner Überlegungen und Versuche notwendig, über die im folgenden kurz berichtet werden soll.

1. Versuche über die Polarität der Fluoreszeinbewegung.

a) Die Wirkung von Glyzerin und Rohrzucker.

Nach den Vorstellungen der MÜNCHschen Druckstromhypothese soll das in den Siebröhrenbahnen herrschende Turgorgefälle die Bewegungsrichtung der Vakuolenflüssigkeit bestimmen, so daß z. B. die in den Blattspreiten und Blattnerven hochkonzentrierten Assimilatlösungen durch den von ihnen entwickelten hohen osmotischen Druck nach allen Stätten niederen Druckes gepreßt werden müßten und sich so etwa zu den wachsenden Triebspitzen, reifenden Früchten usw. bewegten. Tatsächlich verläuft im allgemeinen der Assimilattransport in der Pflanze in der geforderten Richtung. Aber auch der Farbstoff Fluoreszein schlägt, wenn er künstlich in eine Pflanze eingeführt wird, in den Siebröhren die gleiche Richtung ein und wandert z. B. von den Blattnerven aus stets rein polar nach abwärts durch den Blattstiel in den Sproß. Es müßte daher möglich sein, durch lokal angesetzte Plasmolytika das

* Die vorliegende Arbeit wurde bereits 1944 im letzten Heft der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik gedruckt, fiel jedoch mit dem ganzen Heft noch vor der Ausgabe den Kriegseinwirkungen zum Opfer. Sie kann daher erst jetzt an dieser Stelle erscheinen.

normale Turgorgefälle in den Siebröhren willkürlich zu verändern und dadurch eventuell eine Umkehr der gewöhnlichen Stromrichtung zu erzielen, die an der Bewegung des Fluoreszeins direkt nachgewiesen werden könnte. Tatsächlich berichtete ROUSCHAL, daß es ihm gelungen sei, an Kürbissprossen die normale, von den Blättern nach den Sproßspitzen ziehende Fluoreszeinbewegung umzukehren, wenn er den Sproß unterhalb der Einführungsstelle des Farbstoffes mit konzentriertem Glyzerin behandelte. Dagegen mißlangen ohne ersichtlichen Grund die entsprechenden Versuche an Blattstielen, was ROUSCHAL aber nicht abhielt, sehr weitgehende Folgerungen aus seinen gelungenen Versuchen zu ziehen.

Ich habe die Nachprüfung des ROUSCHALschen Grundversuches in etwas anderer Form an den Blättern von *Pelargonium zonale* durchgeführt, weil mir das Versuchsobjekt ROUSCHALS, *Cucurbita*, für alle derartigen Versuche außerordentlich bedenklich erschien. Die großen Siebporen müssen, wie die starken Saftflüsse beim Anschneiden zeigen, jeden experimentellen Eingriff und jede Störung auf weite Strecken fortleiten, so daß, wie von mir schon früher betont worden ist, die Gefahr, nicht mehr normale Stoffwanderungen, sondern pathologische Vorgänge zu beobachten, sehr groß ist. Man darf aber fordern, daß die Versuche ebenso bei weniger empfindlichen Objekten mit kleineren Siebporen gelingen, wenn anders die Druckstromhypothese überhaupt allgemeinere Bedeutung beanspruchen will.

Die Versuche wurden größtenteils an *abgeschnittenen* Blättern durchgeführt, die, samt ihren etwa 10 cm langen Blattstielen auf kleinen Glasrosten liegend, unter feucht ausgeschlagenen Glocken im Thermostaten aufbewahrt wurden. Bringt man in der früher beschriebenen Weise Tropfen von Fluoreszeingelatine auf die leicht angeschabten Nerven der Blattunterseite, so wandert der Farbstoff trotz des Abschneidens nach kurzer Zeit in ganz normaler Weise in den Stiel ein, wo er oft bis auf wenige Millimeter über der basalen Schnittstelle in den Siebröhren vordringt. Eine Ausbreitung nach dem Blattrand zu findet zunächst in den Blattnerven nicht statt, die Wanderung erfolgt rein polar. Erst wenn man den Versuch länger, etwa 1—2mal 24 Std ausdehnt, erfolgt eine Bewegung nach oben, wobei nun aber das ganze Bündelgewebe diffus mit dem Farbstoff überschwemmt wird. Darauf soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Das Arbeiten mit abgeschnittenen Blättern bietet für unsere besondere Fragestellung verschiedene Vorteile: Das ganze, zum Versuch benutzte Leitungssystem ist relativ kurz und leicht zu übersehen. Saugungen von seiten der übrigen Pflanze im Sinne FREY-WYSSLINGS fallen weg. Auch sind sonstige größere Wasserverschiebungen etwa durch Transpirationsverluste unter den feuchten, im Thermostaten aufgestellten Glocken weitgehend unterbunden. Dafür läßt sich erwarten, daß die in den Siebröhrenbahnen stehenden Lösungen in einem

derartig isolierten System durch experimentelle Eingriffe besonders leicht verschiebbar sein müßten.

Wenn man nun auf die unteren Teile der Nerven eines kräftigen *Pelargonium*blattes Tropfen von Fluoreszeingelatine (0,1% Fluoreszeinkalium) aufträgt und bei einem Teil der Nerven etwa 2 cm darüber Tropfen von konzentriertem Glyzerin aufsetzt, während die übrigen Nerven zur Kontrolle ohne Glyzerin bleiben (s. Abb. 1), so beobachtet man nach einigen Stunden, daß sich der Farbstoff in den Kontrollnerven ohne Glyzerin in normaler Weise ausschließlich nach abwärts in den Blattstiel bewegt hat, während in allen Nerven, die oberhalb der Farbstoffzufuhr noch einen Glyzerintropfen trugen, eine ebenso ausschließliche Aufwärtsbewegung in Richtung auf den Glyzerintropfen zu erfolgt ist. Hiermit scheint aber der ROUSCHALsche Grundversuch auch an Blättern, wo er ROUSCHAL selbst nie gelungen ist, bestätigt zu sein. Allerdings versagen die Versuche bemerkenswerterweise ebenso wie bei *Cucurbita*, wenn man nicht mit abgeschnittenen, sondern an der Pflanze verbleibenden Blättern arbeitet.

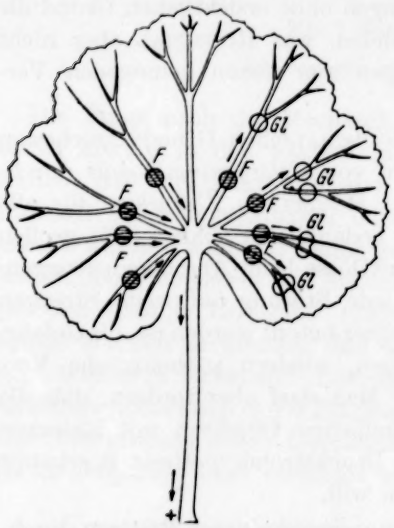

Abb. 1. Abgeschnittenes Blatt von *Pelargonium zonale* mit aufgesetzten Tropfen von Farbstoffgelatine (*F*) und Glyzerin (*Gl*). Die Pfeile geben die Wanderungsrichtung des Fluoreszeins an.

Wenn es sich aber bei dieser Wirkung des Glyzerins wirklich, wie ROUSCHAL leider ohne nähere Prüfung angenommen hat, allein um eine plasmolytische Entspannung des Siebröhrenturgors und seine Folgen handelte, dann müßten die Versuche in gleicher Weise gelingen, wenn man als Plasmolytikum nicht Glyzerin, sondern einen anderen, physiologisch harmloseren Stoff, etwa Rohrzucker, verwendet. Bringt man indessen statt Glyzerin Tropfen verschieden konzentrierter Rohrzuckerlösungen auf die Blattnerven, so beobachtet man niemals eine ähnliche Umkehr der Wanderungsrichtung des Fluoreszeins! Ich habe nacheinander ein-, eineinhalb-, zwei- und selbst dreimolare Saccharoselösungen benutzt und mich am Ende jeden Versuches in mühsamen Schnittproben sorgfältig davon überzeugt, daß das Phloem der Bündel stets völlig plasmolysiert war. Meist knickten die Nerven schon äußerlich sichtbar an den Angriffsstellen infolge des Turgorverlustes ein. Auch habe ich die Nerven gewöhnlich etwas stärker angeschabt, so daß

die Rohrzuckerlösung ziemlich unmittelbar an die Siebteile herangebracht werden konnte. Da in Schnittpräparaten bereits einmolare Lösungen die Siebröhren stark plasmolysieren, kann auch die im Laufe des kurzfristigen Versuches durch Wasseranziehung aus der Luft natürlich eintretende Verdünnung des Plasmolytikums außer acht bleiben; die beabsichtigte Entspannung des Siebröhrenturgors wird auf alle Fälle erreicht.

Die Versuche wurden in mannigfaltiger Weise abgeändert. Teils wurden Farbstoff und Zuckerlösung den Nerven gleichzeitig geboten. Teilweise habe ich aber auch das Plasmolytikum bis zu 2 Std früher angesetzt, um beim Eindringen des Farbstoffes in die Siebröhren sicher mit der bereits erfolgten Umkehrung des Turgorgefälles rechnen zu können. In wieder anderen Versuchen wurde dagegen der Farbstoff früher eingeführt. In keinem einzigen Fall konnte irgendein Erfolg wie bei der Verwendung von konzentriertem Glyzerin erzielt werden. Ja, es gelang sogar, das Fluoreszein nicht nur aus einem Gelatinetropfen, sondern in zweimolarer Zuckerlösung gelöst zur Aufnahme und zur normalen Abwanderung zu bringen. In diesen Fällen mußte sich demnach der Farbstoff sogar *unmittelbar gegen den osmotisch angesaugten Wasserstrom* in das Pflanzengewebe hineinbewegen! Selbst aus dreimolarer Saccharoselösung sah ich noch eine, wenn auch deutlich geschwächte Aufnahme und Abwanderung.

Hiermit ist aber der klare Beweis geliefert, daß der Versuch Rouschals weder ein „Experimentum crucis" (Huber 1941), noch ein „Markstein in der Entwicklung der Stoffleitungsforschung" (Strugger 1942) ist, sondern einfach auf einer unzutreffenden Deutung der Glyzerinwirkung beruht. Ja, er beweist sogar gerade das Gegenteil von dem, was Rouschal zu erkennen glaubte: *Da eine Zuckerplasmolyse keinen Einfluß auf die Wanderungsrichtung auszuüben vermag, kann der Transportmechanismus auch kein Turgormechanismus sein!*

Wie die spezifische Wirkung des Glyzerins zu deuten ist, ist schwer zu sagen. Man muß jedenfalls bedenken, daß konzentriertes Glyzerin etwa einer 9molaren Lösung entspricht und daher eine so heftige wasserentziehende Wirkung entfalten muß, daß von einer einfachen Entspannung des Siebröhrenturgors, wie sie für das Experiment allein erwünscht sein könnte, keine Rede mehr sein darf. Bei *Pelargonium* stirbt denn auch nach einer Glyzerinbehandlung das Spreitenparenchym zu beiden Seiten der Nerven unter Braunfärbung rasch ab, während die Nerven selbst auf größere Strecken einschrumpfen. Eine 20%ige Glyzerinlösung aber erzielt bereits keine umkehrende Wirkung mehr, obwohl durch sie noch eine deutliche Plasmolyse erreicht werden kann! Es ist mir daher wahrscheinlich, daß eine schwere Reizwirkung auf das Plasma der Siebröhren vorliegt, die bei unserer mangelnden Einsicht in das Wesen der Polaritätserscheinungen des Plasmas natürlich schwer zu durchschauen ist. Da aber von mir schon 1933 beobachtet worden war, daß eine Glyzerinplasmolyse die Fluoreszenz des Fluoreszeins in den Siebröhren zum sofortigen Erlöschen bringt, war die Wahl gerade

des Glyzerins als Plasmolytikum durch ROUSCHAL schon aus diesem Grunde außerordentlich unglücklich.

b) Weitere Versuche zur Umkehrung der Polarität.

Im folgenden mögen noch einige weitere Versuche beschrieben werden, die zeigen, daß auch noch ganz andersartige Eingriffe unter Umständen zu einer Umkehrung der normalen Transportrichtung in den Siebröhren führen können. Die Versuche ROUSCHALS gingen von der Grundannahme aus, daß in den Siebröhren eine Lösung ströme, in der die gesamten Assimilate ebenso wie die Farbstoffe gemeinsam befördert würden. Ja, ROUSCHAL hat, im Gegensatz zu meiner eigenen Zurückhaltung, nicht gezögert, seine Beobachtungen am Fluoreszein sofort auf die Bewegung der Assimilate zu übertragen, sobald er darin eine Stütze für seine vorgefaßte Meinung von den Lösungsströmungen zu finden glaubte.

Nun habe ich aber schon 1933 die Vermutung ausgesprochen, daß sich der Farbstoff eventuell auch unabhängig von einer gleichzeitigen Bewegung der Assimilate fortbewegen könnte. 1937 gelang mir der Nachweis für die Unabhängigkeit der Wanderung von Fluoreszein und Äskulin in denselben Siebröhren. Aus den vorstehend beschriebenen Versuchen an abgeschnittenen Blättern scheint mir aber eine erneute Bestätigung dieser Ansicht zu folgen. Es ist mir nämlich sehr unwahrscheinlich, daß auch in abgeschnittenen Blättern noch langdauernde Assimilatströme aus der Blattspreite bis zur Stielbasis weiterlaufen, da ja nach kurzer Zeit eine starke Stoffstauung und schließlich ein Wanderungsstillstand eintreten muß. Tatsächlich kann man aber auch noch mehrere Tage nach dem Abschneiden eine ebenso rasche Abwanderung des Fluoreszeins in den Stiel erzielen wie zu Beginn und dies bis auf wenige Millimeter vor der Schnittfläche, so daß ein gleichzeitig damit verlaufender Assimilatstrom sehr unwahrscheinlich erscheinen muß.

Um nun aber diese eventuellen Assimilatströme aus dem Spreitenparenchym noch sicherer auszuschalten, habe ich in mannigfaltigen Versuchen die Spreitenteile zwischen den Nerven ganz herausgeschnitten und so Präparate gewonnen, die nur noch aus dem Blattstiel und einigen größeren Hauptnerven bestanden (s. Abb. 2). Beläßt man die Blattstiele dabei an der Pflanze, so wandert das wie üblich an den Nerven eingeführte Fluoreszein noch immer ganz normal polar durch den Blattstiel in die Pflanze ein, obwohl hier durch die Ausschaltung fast des ganzen Assimilationsparenchyms nennenswerte Assimilatströme nicht mehr vorhanden sein können. Auch an Blattstielstümpfen, von denen die Spreite völlig weggeschnitten ist und an denen der Farbstoff seitlich eingeführt wird, erfolgt noch eine polare Ableitung, sofern der Farbstoff mindestens 1 cm unterhalb der Schnittwunde am Stiel

eingeführt wird. Hier kann natürlich von einem Assimilatstrom überhaupt keine Rede mehr sein.

Wesentlich andere Ergebnisse erzielt man indessen, wenn man die Blattstiele mit oder ohne isolierte Nerven völlig von der Pflanze abschneidet und wie in den vorstehenden Versuchen unter feuchten Glocken aufbewahrt. In der Mehrzahl, aber keineswegs in allen Fällen, sah ich in den Nerven nunmehr eine Umkehr der Bewegungsrichtung ähnlich wie nach einer Glyzerineinwirkung. In isolierten Blattstielen ohne Nerven, an denen der Farbstoff etwa in der Mitte eingeführt wurde, trat teilweise eine Aufwärtsbewegung, teilweise aber auch eine Wanderung nach beiden Richtungen ein, d. h. die Polarität, nicht aber der Transportmechanismus hatten durch das Abschneiden schwere Störungen erlitten, die in ihrem Wesen aber leider noch ganz unklar bleiben müssen.

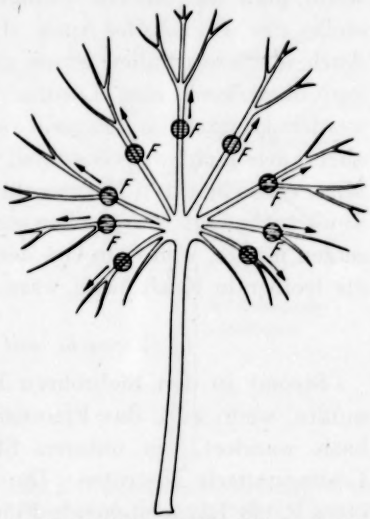

Abb. 2. Nerven-Stiel-Präparat mit aufgesetzten Tropfen von Farbstoffgelatine (*F*). Wanderungsrichtung des Fluoreszeins (Pfeile).

2. Weitere Versuche zur Frage der Lösungsströmung.

Die Unmöglichkeit, ROUSCHALS Glyzerinexperiment auch mit Rohrzucker zu realisieren, beweist neben den schon früher von mir angegebenen Versuchen bereits zur Genüge, daß der Turgor und eine eventuelle durch ihn bewirkte Druckströmung nicht als Bewegungsmittel für den Fluoreszeintransport in Frage kommen kann. Gleichwohl mögen hier noch einige weitere Experimente mitgeteilt werden, um in dieser wichtigen Frage eine möglichst breite Grundlage zu schaffen.

a) Versuche mit welkenden Blättern oder verletzten Nerven.

Versuche mit an der Pflanze verbleibenden welkenden Blättern waren von mir schon 1933 als Gegenargument gegen das Bestehen einer Druckströmung durchgeführt worden. Nachdem aber FREY-WYSSLING mit Recht darauf hingewiesen hatte, daß solche Versuche nicht unbedingt beweisend seien, da hier auch noch Saugströme an Stelle der Druckströme auftreten könnten, interessierte es erneut, diese Versuche nun auch an abgeschnittenen Blättern wieder aufzunehmen, wo eine solche Möglichkeit weitgehend ausgeschaltet sein dürfte. Läßt man abgeschnittene *Pelargonium*blätter etwa 24 Std offen an der Luft liegen, so ist

gewöhnlich die Spreite völlig erschlafft und welk. Ein Einfluß auf die Abwanderung des Fluoreszeins ist jedoch in Übereinstimmung mit meinen früheren Befunden nicht festzustellen. Auch aus vollständig welken Blättern erfolgt ein normaler Transport bis unmittelbar zum unteren Schnittrand des Blattstiels!

Wie wenig die Turgorverhältnisse der oberen Spreiten- und Nerventeile überhaupt eine Rolle spielen, zeigt endlich die Tatsache, daß man auch dann noch eine normale Abwanderung bis in den Blattstiel erzielt, wenn man die Nerven wenige Millimeter oberhalb der Zuführungsstelle des Farbstoffes quer durchschneidet oder völlig zerquetscht. Auch in diesen Fällen ist es ganz unmöglich, daß durch Turgordruck von oben noch eine Lösung durch die Siebröhren hindurchgepreßt werden könnte, die Trägerin der Fluoreszeinbewegung wäre. Es wäre aber auch nicht zu verstehen, warum der Farbstoff, der etwa in der Mitte eines intakten Nerven eingeführt wird, sich immer nur polar nach abwärts bewegt, da ja ebensogut eine Bewegung nach aufwärts einsetzen müßte, wenn am Ort der Farbstoffaufnahme lediglich ein Druck als treibende Kraft tätig wäre.

b) Versuche mit blockierten Gefäßbahnen.

Strömt in den Siebröhren beim Stofftransport eine Lösung, dann müßte, wenn z. B. das Fluoreszein von den Blattnerven bis zur Stielbasis wandert, am unteren Stielende die entsprechende Menge des Lösungsmittels austreten. Die in einer einzelnen Siebröhrenbahn von etwa 12 cm Länge stehende Flüssigkeitsmenge beträgt bei einem durchschnittlichen Durchmesser der Siebröhre von 10 μ zwar nur 0,0094 mm^3. Da jedoch in einem kräftigen Blattstiel mehrere Hundert Siebröhren liegen, so müßte schon bei einer einmaligen Auspressung doch eine Menge von mehreren Kubikmillimetern ausgeschieden werden. Da das Fluoreszein aber außerdem noch in einem deutlichen Konzentrationsgefälle wandert, so müßte diese Flüssigkeitsmenge sogar mehrere Male umgesetzt werden, bis der Farbstoff am Stielende im Plasma der Siebröhren maximale Leuchtkraft erreicht hat. Ein derartiger Flüssigkeitsaustritt könnte aber einer sorgfältigen Beobachtung nicht gut entgehen, zumal die Wanderungsversuche unter feuchten Glocken vorgenommen wurden und Transpirationsverluste nicht zu befürchten waren. Ich habe niemals etwas davon wahrgenommen.

Für das Fehlen eines Flüssigkeitsaustritts bei nachgewiesener Stoffbewegung könnte es daher nur noch eine Erklärung geben, daß nämlich das Lösungsmittel an der Stielbasis stets wieder in die Gefäßbahnen eingesaugt und so in einem geschlossenen System in dauerndem Kreislauf bewegt würde, eine Vorstellung, die in der Tat von MÜNCH in seiner

Druckstromlehre vertreten wird. Ich habe daher diesen wichtigen Punkt durch folgende Versuchsstellung einer experimentellen Prüfung unterworfen.

Kräftige Blätter wurden nach dem Abschneiden mit ihren Stielen in geschmolzene und durch Sudan III tiefrot gefärbte Kakaobutter bei 35° eingestellt und darin bis zu 12 Std belassen. In dieser Zeit war gewöhnlich die Kakaobutter sowohl in den Interzellularen des parenchymatischen Grundgewebes, wie in den Gefäßen bis zum Spreitenansatz, zuweilen sogar noch darüber hinaus bis in die Nerven vorgedrungen. Natürlich gelingt es nicht in allen Fällen, sämtliche Gefäße gleichmäßig und vollständig zu füllen. Doch habe ich eine genügende Anzahl von Versuchsobjekten wenigstens bis kurz vor den Spreitenansatz so mit Kakaobutter durchtränken können, daß bei der späteren Schnittkontrolle so gut wie alle Gefäße vollständig verstopft waren. Auch mit Gelatine sowie mit flüssigem Paraffin wurden einige Versuche durchgeführt.

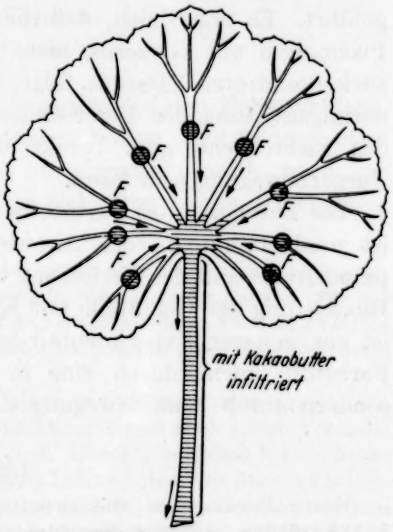

Abb. 3. Wanderung des Fluoreszeins aus aufgesetzten Gelatinetropfen (*F*) in die mit Kakaobutter infiltrierten Nerven und Stielteile (schraffierte Zonen = infiltrierte Gefäße).

Bringt man nun auf die Nerven derartig vorbehandelter Blätter Fluoreszeingelatine, so erfolgt noch immer eine vollständig normale Abwanderung und Einwanderung des Farbstoffes in den Blattstiel! (Abb. 3.) Ich habe das Fluoreszein mehrere Male bis unmittelbar an den Schnittrand vordringen sehen, wo die Siebröhren noch in einer Entfernung von weniger als 1 mm von der Stielbasis aufleuchteten. Da hier auf weiten Strecken Gefäße wie Interzellularen restlos mit Kakaobutter infiltriert waren, bleibt für einen eventuellen Flüssigkeitsaustritt im Sinne Münchs schlechterdings keine Möglichkeit mehr übrig. Die Versuche gelingen aber auch, wenn man den Farbstoff nur am Stiel einführt in einer Region, wo die Gefäße ebenfalls bereits sicher verstopft sind, so daß auch schon für die Aufnahme der Druckströmung kein Gefäßwasser mehr zur Verfügung steht.

Diese einfachen und klar zu durchschauenden Experimente dürften aber nunmehr die letzten Zweifel beheben: *Der Fluoreszeintransport in den Siebröhren erfolgt nicht in Form einer Lösungsströmung, sondern*

als Molekularbewegung, wie dies schon 1937 von mir erschlossen worden ist[1].

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Zur Nachprüfung der Angaben Rouschals, wonach lokale Plasmolyse der Siebröhren zu einer Umschaltung der Bewegungsrichtung des Fluoreszeins im Sinne der Druckstromhypothese führen soll, wurden Versuche an abgeschnittenen Blättern von *Pelargonium zonale* durchgeführt. Es ergab sich, daß die angegebenen Effekte nur nach einer Plasmolyse mit Glyzerin, nicht aber nach einer solchen mit Rohrzucker eintreten. Daraus folgt, daß die Änderung der polaren Wanderungsrichtung des Fluoreszeins nicht auf der lokalen Entspannung des Siebröhrenturgors beruht und die Bewegung überhaupt keine Turgorbewegung sein kann.

Die Bewegung des Farbstoffs aus den Blattnerven in die Blattstiele ist unabhängig von der Anwesenheit und Turgeszenz des Spreitenparenchyms und der Verletzung der oberen Nervteile. Infiltration und Blockierung der Gefäßteile mit Kakaobutter ist ohne Einfluß. Hiermit ist ein weiterer Experimentalbeweis gelungen, daß die Bewegung des Farbstoffs nicht durch eine in den Siebröhren strömende Lösung, sondern durch eine Bewegung der Moleküle selbst erfolgt.

Literatur.

Esau: Development and structure of the phloem tissue. Botanic. Rev. **5**, 373 (1939). — Phloem structure in the grapevine and its seasonal changes. Hilgardia **18**, 217 (1948). — Frey-Wyssling: Der Milchsafterguß von *Hevea bra iliensis* als Blutungserscheinung. Jb. Bot. **77** (1932). — Huber: Gesichertes und Problematisches in der Wanderung der Assimilate. Ber. dtsch. bot. Ges. **59** (1941). — Münch: Die Durchlässigkeit der Siebröhren für Druckströmungen. Flora (Jena) **36** (1943). — Rouschal: Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora (Jena) **35** (1941). — Schumacher: Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Haaren von *Cucur.ita Pepo.* Jb. Bot. **82** (1936). — Weitere Untersuchungen über die Wanderung von Farbstoffen in den Siebröhren. Jb. Bot. **85** (1937). — Strugger: Bericht über die Tätigkeit des Botanischen Instituts der Tierärztlichen Hochschule Hannover. 92. u. 93. Jahresber. der Naturhist. Ges. Hannover. 1942.

[1] In einer 1943 erschienenen Arbeit hat Münch in heftiger Polemik zu gewissen Fragen der Siebröhrenanatomie Stellung genommen. Nach dem Tode des Autors möchte ich nicht mehr darauf antworten, sondern nur betonen, daß ich Münchs Ausführungen in keiner Weise anerkennen kann. Im übrigen sei auf die vorzüglichen Arbeiten von Esau 1939 und 1948 verwiesen.

Prof. Dr. Walter Schumacher, (22c) Bonn,
Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 37, S. 635–675 (1950).

ÜBER DIE UMKEHRUNG DER POLARITÄT IN DEN SPORENKEIMLINGEN EINIGER LAUBMOOSE.

Von

HANS FITTING.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Mai 1949.)

Die Polarität der Organe gehört bekanntlich zu den Eigenschaften, die sich bei den Pflanzen in den allermeisten Fällen nicht ändern, etwa gar umkehren lassen. Daher wissen wir eigentlich auch noch gar nichts darüber, durch welche Einflüsse sich eine solche Umkehrung erzwingen läßt.

Bei den sehr wenigen *Kormus*pflanzen, bei denen sich die Wurzelvegetationspunkte gelegentlich in Stengelscheitel umwandeln, sind Untersuchungen über die Ursachen dafür bisher überhaupt noch nicht angestellt worden. Auch ist es selbst hier zweifelhaft, ob man von einer eigentlichen „Umpolarisierung" sprechen kann (vgl. TROLL 1941/42, S. 2367 ff.).

Unter den *Thallus*pflanzen liegen vor allem bei einigen Algen über „Umpolarisierung" ihrer Organe schon alte Beobachtungen und auch einige Versuche vor, die aber fast sämtlich leider vieldeutig sind. Dies gilt zunächst für die kurze Angabe BERTHOLDS (1882, S. 673): In *schwachem* Licht wüchsen die oberen Thallusenden einiger Fadenalgen, z. B. von „*Callithamnion, Bryopsis, Ectocarpus*" und „*Stigeoclonium*", „unmittelbar zu rhidoidenartigen Fäden aus", aber vielleicht auch für die Beobachtung STAHLS (1892, S. 343) an der Oedogoniacee *Oedocladium protonema*, daß deren farblose, rhizoidenartige, unterirdische, langgliedrige Achsen bei *Beleuchtung* zu ergrünenden, kurzgliedrigen Lichttrieben würden. BERTHOLDS Folgerung (S. 674), daß also „ein Organ unmittelbar in ein anderes übergehen kann", läßt sich für die meisten dieser Fälle in Ermangelung aller physiologischen Versuche wohl entgegenhalten, daß es sich hier überhaupt um keinerlei „Umpolarisierung" von Organen, sondern nur um *direkte* Wirkungen des Lichts, bzw. der Dunkelheit, d. h. im letzteren Fall um ein Etiolement der Thallusfäden handeln dürfte, zumal BERTHOLD ebendort von den „rhizoidenartigen Fäden" seiner Algen sagt (S. 674), sie seien bei schwacher einseitiger Beleuchtung „*positiv* (von mir hervorgehoben) heliotropisch".

Anders freilich mögen die Dinge bei *Oedocladium* nach der kurzen Angabe STAHLS (S. 343) liegen: Hier entstehen nämlich nach Entfernung der unterirdischen Fäden zahlreiche neue solche, etwa „durch Umbildung der Spitzen der grünen kurzgliederigen Zweige" „in Gestalt von langen spärlich grünen, negativ heliotropischen Fäden". Eine Weiterverfolgung dieses bemerkenswerten Befundes würde sich lohnen, falls sich diese offenbar recht seltene Alge beschaffen und kultivieren ließe.

Durch planvolle Versuche ist man, in Bestätigung von BERTHOLDS Beobachtungen, aber nur bei einigen Siphoneen, vor allem *Bryopsis* und der nach H. WINKLER sich gleich verhaltenden *Derbesia Lamourouxii* (vgl. auch *Dasycladus* nach WULFF, 1910), tiefer vorgedrungen (NOLL 1888, 1900; H. WINKLER 1900; STEINECKE 1925). WINKLER ist aber auch für *Bryopsis* der Meinung, bei der

Umbildung der oberen grünen Thallusenden in (übrigens positiv geotropische) Rhizoide und bei deren Umwandlung in grüne Thallusfäden könne „von einer Umkehrung der Polarität" „gar keine Rede" sein (S. 465), sondern nur von einer unmittelbaren Lichtwirkung und zwar von deren Einfluß auf die Ernährungsverhältnisse der verschiedenen Thallusteile. Und aus anderen Gründen lehnt STEINECKE hier eine eigentliche Umkehrung der Organpolarität ab; er nimmt zwar gleich GOEBEL (1908, S. 248 ff.) eine induzierte, im Plasma inhärent gewordene Polarität auch bei diesen Siphoneen an, glaubt aber durch Versuche bewiesen zu haben, daß das polar differenzierte Plasma sich im Innern dieser polyenergiden „einzelligen" Algen durch Strömung polar entsprechend umlagere, wodurch natürlich auch die Organe neu polarisiert werden müssen. Eine solche Umpolarisierung von Einzelzellen durch Verlagerung ihres Inhalts ist auch sonst schon behauptet oder gar nachgewiesen worden, vgl. RACIBORSKI (1907) für *Basidiobolus* und CZAJA (1930, S. 601 ff.) für *Cladophora*.

Von vornherein wird man annehmen dürfen, daß sich das Problem der Umpolarisierung von *mehr*zelligen Organen zunächst einmal vor allem bei solchen niederen Pflanzen wird fördern lassen, bei denen die Polarität vielleicht noch nicht so fest wie bekanntlich bei den höheren Pflanzen ist. Gelegentliche Beobachtungen, die in der Literatur veröffentlicht, bisher aber nicht weiter verfolgt worden sind, deuten darauf hin, daß es solche niedere Pflanzen gibt. Diese bieten sich daher als Ausgangspunkte für solche Forschungen vor allem dar, im besonderen auch deshalb, weil sie sich leicht kultivieren lassen, also dankbare Versuchsobjekte sein dürften.

Ausgesprochene Polarität besitzen z. B., wie man schon seit langem weiß, die mehrzelligen Sporenkeimlinge einiger Laubmoose, etwa von *Funaria hygrometrica*. Die nach HEITZ (1940; 1942, S. 19) in den ungekeimten Sporen bereits autonom vorhandene (vgl. auch LORCH 1931, S. 20 ff.), aber noch unsichtbare Polarität wird bei der Keimung durch einseitig einwirkende Außenfaktoren neu gerichtet (vgl. dazu auch GOEBEL 1928, S. 214 ff.). Beleuchtet man etwa auf Nähragar ausgesäte Sporen von *Funaria*, die alsdann sehr schnell und leicht keimen, einseitig hinreichend stark, so treiben sie meist gegen die Lichtquelle hin einen am vorderen Ende abgerundeten, sich quer teilenden, an großen Chloroplasten reichen und daher lebhaft grünen Keimfaden (das Chloronema, wie ihn CORRENS 1899, S. 342 treffend genannt hat), während der Gegenpol der Spore, in der Regel schon früher, zu einem dem Licht abgewandten, dünneren, oft kurz bleibenden, zugespitzten und anfangs fast farblosen, weil an zudem sehr kleinen Chloroplasten armen „Rhizoid" ebenfalls mit zunächst quer gestellten Wänden auswächst (vgl. für *Funaria* die Abbildungen etwa bei SCHOENE 1906, S. 287, Abb. 1, aber auch schon bei HEDWIG 1782, Tafel V, Abb. 25; ferner die Angaben MÜLLER-THURGAUS 1874, S. 479 ff. und PAULS 1903, S. 232 ff.). Das Gleiche ist für zahlreiche andere Laubmoose angegeben, für einige von ihnen auch abgebildet worden (vgl. z. B. BECQUEREL 1906, S. 55 ff. und S. 56, Abb. 2 für *Catharinaea undulata*, ebenda S. 320 für *Physcomitrium piriforme*; von GÜMBEL 1854, S. 582 ff. für *Pottia Heimii*, *Plagiothecium piliferum*, *Mnium cuspidatum*, *Bartramia pomiformis*, *Bryum inclinatum* und *Phascum bryoides*; nach JANZEN 1913, S. 20 wohl auch für *Encalypta ciliata* HOFFM. und nach SCHOENE 1906, S. 286 gelegentlich bei *Bryum caespiticium*; vgl. ferner HEITZ 1940 u. a. für *Mnium rostratum* und *Neckera complanata*). Die Sporen vieler anderer Laubmoose keimen dagegen nur mit einem oder mehreren Chloronemen *ohne* Rhizoid aus (vgl. z. B.

Zederbauer 1902, S. 84 ff.; Schoene 1906, S. 286 und 292; auch Becquerel 1906, S. 54; Janzen 1913; Listowski 1927); ob dies freilich unter allen Umständen so ist, müßte nach den Erfahrungen bei *Funaria* (siehe weiter unten) aber wohl noch näher untersucht werden.

Daß die Sporenkeimlinge, die außer einem Chloronema auch ein Rhizoid ausbilden, etwa bei *Funaria*, tatsächlich ganz ausgesprochen polarisiert sind, geht abgesehen von ihrem Aussehen auch aus den physiologischen Eigenschaften dieser Teile hervor. Heitz, der sich neuerdings dankenswerterweise mit der Polarität dieser Keimlinge eingehend beschäftigt hat (1940, S. 168 ff.; 1942, S. 17 ff.), konnte z. B. bei *Funaria* leicht zeigen, daß das grüne, in Richtung der einfallenden Lichtstrahlen wachsende Chloronema stark und schnell positiv phototropisch, das in entgegengesetzter Richtung, d. h. vom Licht weg wachsende Keimlingsrhizoid dagegen langsamer negativ phototropisch reagiert, wie übrigens auch (1940, S. 168 ff.), daß die Sporen in solcher Weise polar auskeimen sowohl infolge einseitiger Beleuchtung, als auch (im Dunkeln) allein durch die einseitige Einwirkung der Schwerkraft sowie durch einseitige Wirkung gewisser chemischer Einflüsse. Ich kann die Angaben von Heitz durchaus bestätigen. Nach meinen Beobachtungen ist aber die Polarität, d. h. der Dickenunterschied zwischen Chloronema und Rhizoid, noch weit ausgeprägter z. B. bei *Physcomitrium piriforme* und noch mehr bei *Catharinaea undulata*. Bei *Funaria hygrometrica* hängt dieser Unterschied nach Heitz (1942, S. 22 und Abb. 5) übrigens stark von der Lichtintensität ab: In schwachem Licht bleibt das Chloronema infolge beginnender Vergeilung dünn und blaß, in starkem wird es dicker und lebhaft grün.

Müller-Thurgau (1874, S. 481) teilt nun die sehr beachtenswerte Beobachtung kurz mit, am Keimling von *Funaria hygrometrica* sei der Unterschied zwischen Chloronema und Rhizoid nur relativ; beide könnten später ineinander übergehen, d. h. einerseits könne aus dem Chloronema ein Rhizoid werden, andererseits auch das Rhizoid ergrünen und sich in ein Chloronema umbilden (vgl. dazu auch Schoene, 1906, S. 288 ff., 297, 302; ferner Janzen 1913, S. 20 für *Encalypta ciliata*), ohne daß man bisher aber die Bedingungen für diese Umbildungen und, was wesentlich wäre, deren physiologische Eigenschaften erforscht hat.

Auch für die älteren Protonemen und die Rhizoide an den Stämmchen der Laubmoospflanzen werden solche Umwandlungen gelegentlich angegeben (vgl. z. B. Paul 1903, S. 233; Verdoorn 1932, S. 92 ff.; Correns 1899, S. 415 und Abb. 186). Goebel (1930, S. 929 ff.) hat aber darauf hingewiesen, die in der älteren Literatur (z. B. bei Luerssen 1893, S. 291 und Abb. 132) sich findende Behauptung, aus dem Boden herauskommende Rhizoide könnten unter dem Einfluß des Lichts ergrünen und als Chloronemen weiterwachsen, sei falsch. Vielmehr seien gestörte Korrelationen hierfür maßgebend; dies sei von Westerdijk (1907[1]) bestätigt worden (vgl. auch Correns 1899, S. 415 und Abb. 186 für *Eurrhynchium striatum*). Die Frage scheint mir jedoch berechtigt, ob am herangewachsenen Protonema, dessen tropistische Reaktionen vom Keimling verschieden zu sein scheinen, der polare Gegensatz zwischen seinen Chloronemafäden und seinen Rhizoiden überhaupt noch so ausgesprochen ist wie am ganz jugendlichen Sporenkeimling. Goebel (1930, S. 929 ff.) jedenfalls hält die Rhizoide und die Chloronemafäden des herangewachsenen Protonemas für verwandte Gebilde. Und Paul (1903, S. 233) sagt vom älteren Protonema: Zwischen den Rhizoiden und den

[1] Diese Arbeit war mir leider nicht zugänglich.

grünen Protonemafäden sei kein durchgreifender Unterschied vorhanden; „die einen gehen allmählich in die anderen über, und da die später an der beblätterten Moospflanze aus besonderen ... Initialen hervorgehenden Rhizoiden sich nicht von denen des Protonemas unterscheiden, so gilt für sie dasselbe. Demnach ist auch eine scharfe Definition der Rhizoiden nicht zu geben". Dieser Behauptung läßt sich aber jedenfalls für die jungen Keimlinge in keiner Weise zustimmen; hier sind vielmehr das Chloronema und das ihm opponierte Rhizoid morphologisch und physiologisch ganz ausgesprochen verschieden, also auch scharf polarisiert (vgl. dazu vor allem HEITZ 1940, 1942).

Aus MÜLLER-THURGAUs Angaben muß man folgern, daß mindestens bei gewissen Laubmoosen die Polarität in den Organen der Sporen*keimlinge*, so ausgesprochen sie morphologisch und physiologisch auch ausgebildet ist, doch mehr oder minder labil bleibt oder mindestens mit der Zeit wieder labil wird. Hier schien es also besonders lohnend, der Frage experimentell nachzugehen, von welchen Faktoren die Polarität umgestimmt werden kann.

Die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen habe ich bereits im Jahre 1938 mit zunächst tastenden Versuchen begonnen, nach Ausbruch des Krieges aber infolge anderer Inanspruchnahme mehrmals längere Zeit liegenlassen müssen. Als darauf HEITZ in einer vorläufigen Mitteilung (1940, vgl. auch 1942) über die Polarität der Sporenkeimlinge einiger Laubmoose eine ausführliche Arbeit darüber ankündigte, schien es mir ratsam, zunächst deren Ergebnisse abzuwarten. Als sie aber selbst nach geraumer Zeit ausblieb, habe ich meine Untersuchungen wieder aufgenommen, ohne sie freilich ganz zu Ende führen zu können. Die Zerstörung des botanischen Instituts und aller Gewächshäuser im Botanischen Garten zu Bonn am 4. Februar 1945, wobei meine sämtlichen Kulturen und alles Versuchsmaterial zugrunde gingen, nahm mir schmerzlicherweise jede Möglichkeit, die Arbeit später wieder aufzunehmen und ganz abzuschließen.

Meine Versuchspflanzen waren fast ausschließlich einige Funarieen der Funariaceen, von denen ich einige Arten der Güte des Herrn Fr. v. WETTSTEIN zu verdanken hatte, vornehmlich aber 2 Stämme von *Funaria hygrometrica*, der eine von Blumentöpfen im Kalthaus des Bonner Gartens (ich nenne ihn fernerhin „Bonner Stamm"), der andere aus Freiburg i. Br. („Freiburger Stamm"), den mir Herr Kollege LORBEER freundlicherweise zur Verfügung gestellt hatte. Die Sporen dieser kosmopolitisch weit verbreiteten Art eignen sich für solche Untersuchungen besonders gut: Sie keimen auf geeigneten Nährsubstraten schon ganz wenige Tage nach der Aussaat sehr willig, bleiben auch sehr lange Zeit keimfähig; und ihre Keimlinge wachsen auf passend zusammengesetztem Nähragar auch recht gut (vgl. auch z. B. HEITZ 1940 und 1942).

In der Art der Sporenkeimung machen sich aber bei *Funaria* sehr zu beachtende auffällige Unterschiede bemerkbar, auf die am eingehendsten SCHOENE (1906, S. 287 und 291) hingewiesen hat. Er arbeitete übrigens nur mit Nähr*lösungen*. Folgende 5 Keimungsarten sind auf verschieden konzentrierten (z. B. *Knop*- und *Benecke*-) Nährlösungen nach ihm möglich und können sogar nebeneinander

launenhaft in einer und derselben Aussaat vorkommen, ohne daß SCHOENE eingehender versucht hätte, sie auf bestimmte Außeneinflüsse zurückzuführen.

1. Aus der Spore entsteht *nur* ein grüner Keimfaden zum einfallenden Licht hin, aber kein Rhizoid; oft entspringt auch (SCHOENE, S. 277) aus dem entgegengesetzten Sporenpol ein zweites solches Chloronema (über dessen phototropische Eigenschaften aber nichts gesagt wird).

2. *Später* als der lichtwärts gerichtete Keimfaden entsteht aus dem Gegenpol der Spore, also vom einfallenden Licht weg, das erste Rhizoid.

3. Chloronema und Rhizoid treten *gleichzeitig* aus der Spore hervor.

4. *Zuerst* bildet sich das Rhizoid, und erst danach das Chloronema.

5. Aus der Spore keimt *nur* ein Rhizoid aus.

Nach SCHOENE ist Fall 4 am häufigsten. Fall 2 und 3 sind dagegen weit seltener. Fall 1, der im Hinblick auf das Polaritätsproblem besondere Beachtung verdient, war in jeder Aussaat in geringerer oder größerer Menge vorhanden; am häufigsten, oft sogar zu über 50%, in den höheren Nährsalzkonzentrationen (vgl. auch GURLITT 1918, S. 283 ff., S. 338 und PATSCHOVSKY 1928, S. 118[1]), aber aus unersichtlichen Gründen selbst zu 100% in 2 Aussaaten auch in sehr verdünnter (0,008%) *Benecke*-Nährlösung (SCHOENE, S. 286 und 288). Dagegen entstünde in unvollständigen Nährlösungen ohne Stickstoff bloß das Rhizoid (also Fall 5), und ohne Phosphor vor allem das Rhizoid und nur ein sehr kurzes Chloronema (SCHOENE, S. 287 ff.). Nach SCHOENE (S. 288) dürfte das Rhizoid auch „bei reichlicherem Reservestoffgehalt der Sporen" unausgebildet bleiben.

Diese freilich noch recht dürftigen Beobachtungen weisen jedenfalls darauf hin, daß trotz aller, auch von mir auf Nähr*agar* beobachteten, schwer durchschaubaren „Launenhaftigkeit" der Sporen deren Keimungsart von unkontrollierbaren Innenfaktoren, aber auch von faßbaren Einflüssen der Außenwelt stark abhängig ist. Davon konnte ich mich sehr bald, schon im Jahre 1939, bei *Funaria*-Aussaaten auf Nähragar überzeugen: Ein solcher Außenfaktor, der sehr großen Einfluß auf die Art der Keimung hat, ist nämlich z. B. die *Lichtintensität*. Über die gleiche Entdeckung hat HEITZ (1940, 1942) berichtet. Und zwar entstehen nach übereinstimmenden Beobachtungen von uns Beiden in *hellem* Licht vorzugsweise *zuerst* die Rhizoide entsprechend Fall 4 von SCHOENE, in *schwachem* Licht dagegen *nur* die Chloronemen, also Fall 1. Aber auch noch andere Außeneinflüsse (wie z. B. chemische) haben mehr oder minder großen Einfluß auf die Art der Auskeimung. Dies geht ja schon aus den erwähnten Angaben SCHOENEs und GURLITTs (vgl. auch PATSCHOVSKY 1928, S. 117) hervor. Im folgenden werde ich Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen. Die Dinge liegen also wohl recht verwickelt und bedürfen noch einer sehr eingehenden Untersuchung.

[1] SCHOENE gibt diese Konzentrationen leider nicht an; vermutlich hat er 0,175%, 0,5% und 0,7% *Knop* im Auge. GURLITT (1918, S. 283 ff.) erhielt keine Rhizoide ebenfalls in stärkeren, 1—4%, *Knop*-Nährlösungen. In 0,5% traten „selten", in 0,1% „sehr häufig" Rhizoide auf. In unvollständigen (Einsalz-) Nährlösungen (S. 285) erhielt sie stets solche und *außerdem* sehr kurze Chloronemafäden.

I. Methodik.

Alle Funarieenarten, die zu meinen Versuchen dienten, habe ich aus Sporen auf im Autoklaven sterilisierter Erde in Kulturschalen herangezogen, die in einer hellen und kühlen Abteilung des Versuchsgewächshauses aufgestellt waren. Die Sporogone wurden nach ihrer Reife abgeschnitten und von jeder Kulturschale gesondert in verschlossenen Gläschen aufbewahrt. Diesen wurden die Sporenkapseln für die einzelnen Versuche entnommen. Zur Weiterzucht wurden jeweils nur Sporen aus einem einzigen reifen Sporogon verwendet. Um störende Verunreinigungen mit fremden Formen zu vermeiden, wurden solange Glasplatten über die Aussaaten gelegt, bis an den üppig entwickelten Protonemen junge beblätterte Moospflänzchen reichlich entstanden waren.

Zwischen den beiden am meisten benutzten Sippen von *Funaria hygrometrica*, dem Bonner und dem Freiburger Stamm, traten recht bemerkenswerte physiologische Unterschiede auf, worauf ich weiterhin immer wieder zu sprechen kommen werde. Auch morphologisch sind sie, soweit ich sehen kann, etwas verschieden. Bei dem Bonner Stamm sind die reifen, trockenen Sporogone etwas größer (länger und dicker) als bei dem aus dem Schwarzwald, auch reicher an Sporen. Es kann also gar kein Zweifel daran sein, daß es sich bei beiden Stämmen um erblich verschiedene Sippen handelt. Vielleicht würden sich in der Gestalt der Paraphysen in den männlichen Gametangienständen wenigstens geringfügige Unterschiede auffinden lassen, wie es nach Fr. v. WETTSTEIN (z. B. 1942, S. 405 ff.) bei anderen Sippen von *Funaria hygrometrica* der Fall zu sein scheint. Allerdings wechselt bei diesen Paraphysen die Form der Endzellen selbst in einem und demselben Gametangienstand ziemlich stark: Neben nahezu kugeligen und eiförmigen kommen noch mehr gestreckte Zellformen vor. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß diese Zellen bei der Bonner Sippe mehr der Kugelform zuneigen, während bei der Sippe aus Freiburg die länglichen Formen häufiger zu sein scheinen. Jedoch würden wohl recht eingehende, statistisch zu bearbeitende Messungen erforderlich gewesen sein, um hier volle Klarheit zu schaffen. Ein bemerkenswerter physiologischer Unterschied zwischen beiden Sippen trat bei mehrfachen gleichzeitigen Aussaaten vom 18. 7. 1942 im Herbst dieses Jahres hervor: Während die Bonner Sippe alsdann im Versuchsgewächshaus noch reichlich Sporogone ausbildete, entstanden solche an sämtlichen beblätterten Trieben des Freiburger Stammes erst, als im Jahre 1943 die Tage wieder länger und heller geworden waren. Daraus scheint mir hervorzugehen, daß auch die Lichtbedürfnisse beider Sippen verschieden, nämlich bei der Freiburger größer sind.

Für die Versuche verwendete ich kleine runde Glasdosen mit 4,3 cm Durchmesser, in die je etwa 10 cm^3 Nähragar eingefüllt waren. Übergreifende Glas-

deckel mit breitem Rand schützten gegen Staub und Austrocknung. Ein Teil der Versuche lief bei einseitiger Beleuchtung mit Tageslicht ab; viele andere wurden im Dunkelzimmer mit hellem, einseitig einfallendem Dauerkunstlicht (100 Watt-Halbmatt-Osrambirnen) durchgeführt.

Treboux (1905, S. 399; vgl. auch Heitz 1942, S. 18) hat darauf hingewiesen, daß sich die Sporen aus verschiedenen Sporogonen der gleichen Sippe bei der Keimung nicht immer ganz gleich verhalten. Ich lasse es hier dahingestellt, ob diese Angabe richtig ist (vgl. dazu aber S. 650), oder ob Unterschiede nicht dadurch nur vorgetäuscht worden sind, daß bei sämtlichen von ihm miteinander verglichenen Aussaaten nicht für peinliche Gleichheit der Außenbedingungen gesorgt wurde. Jedenfalls habe ich, um solche Ungleichheiten möglichst auszuschließen, für jede Versuchsreihe stets nur die Sporen je eines einzigen Sporogons verwendet. Zu diesem Zwecke wurde das Sporogon auf einem Deckgläschen üblicher Größe mit einer scharfen Starnadel längs aufgeschlitzt, sein Sporeninhalt auf das Deckglas herausgeklopft und alsdann mit der Nadel gut durchgemischt. Eine sehr kleine Portion des Sporenhaufens, die für eine der mit Nähragar beschickten Glasdosen genügte, wurde nun auf ein sauberes, quadratisches Blatt glatten Papiers von etwa 5—6 cm Seitenlänge möglichst gleichmäßig verteilt. Auf diese Papierscheibe, die einem Objektträger auflag, wurde darauf die Glasdose gestülpt, das Ganze um 180° gedreht, die Glasplatte entfernt, und durch Beklopfen des Papiers mittels eines elastischen Metallspatels das Sporenpulver auf die Oberfläche des Nähragars geschleudert. Bei solchem Aussaatverfahren genügte das Sporenpulver *eines* Sporogons zur Beschickung von 8—10, ja noch mehr Glasdosen der gekennzeichneten Größe.

Als Keimbett für die Sporen habe ich ausschließlich Nähragar verwendet. Dieser enthielt stets 1% Agar (Fadenagar Marke „Sachalin prima" der Firma Heinr. Reichel in Hamburg), dem die Nährsalze in verschiedener Zusammensetzung und Konzentration zugesetzt waren. Ich muß die Bereitungsart der Agargallerte hier mitteilen, da ihr p_H-Wert dadurch wesentlich bedingt wurde, der, wie später ersichtlich werden wird, sich in der Art der Sporenkeimung sehr bemerkbar macht. 20 g trockener Agarfäden wurden 4 Tage lang bei täglich einmaligem Wasserwechsel in einem 3 Liter fassenden Kulturgefäß für Nährlösungsversuche mit etwa 2 Liter Wasser aus der Bonn-Duisdorfer (kalkarmen) Wasserleitung ausgelaugt, danach 24 Std lang mit fließendem Wasser dieser Leitung weiter ausgewaschen, hierauf das Duisdorfer Wasser 48 Std lang durch H_2O redest. ersetzt, das am 2. Tage gewechselt wurde. Alsdann wurde der Agar in einem hinreichend geräumigen Küchensieb gesammelt und auf diesem nochmals gründlich zweimal mit H_2O redest. durchspült. Nachdem dieses Wasser soweit wie möglich abgetropft war, wurde der Agar in einem weithalsigen 1,5 Liter fassenden Erlenmeyerkolben gewogen, auf 1000 g mit H_2O redest. aufgefüllt, mit einem Glasdeckel verschlossen, $^1/_2$ Std lang bei nicht mehr als $^1/_2$ Atm. Überdruck im Autoklaven verflüssigt, ohne Filtration in eine $1^1/_2$ Liter fassende Kochflasche gefüllt und nach Verschluß des Kolbens mit einem Wattepfropf $^1/_2$ Std lang bei Atmosphärendruck sterilisiert. Auf diese Weise erhielt ich jedesmal 1 Liter 2%ige Agargallerte, die viele Wochen lang für sehr viele Versuche ausreichte. Da sie infolge ihrer Bereitung mit H_2O redest. ziemlich sauer reagiert (vgl. S. 648), bleibt es nicht aus, daß sie im Laufe der Zeit infolge oft wiederholter Verflüssigung in der Hitze und anschließender neuer Sterilisierung unter Atmosphärendruck bei nachfolgender Abkühlung nicht mehr fest, sondern breiig wird. Dies und hiermit unliebsame Verluste an Agar habe ich dadurch vermieden, daß ich aus der Kochflasche geringere Agarmengen in kleinere Erlenmeyerkolben abfüllte, denen hierauf ausschließlich die Agargallerte zur Herstellung des Nähragars entnommen wurde.

Über die Nährlösungen, die dem Agar zugesetzt wurden, finden sich nähere Angaben im folgenden Abschnitt auf S. 643 ff.

Nachdem die hinreichende Menge der in der Hitze verflüssigten Agargallerte mit den erhitzten Nährlösungen gut vermischt worden war, wurden die im Heißluftschrank sterilisierten und noch heißen Kulturschälchen je mit etwa 10 cm^3 des flüssigen Nähragars gefüllt, unter kleine Glasglocken zur Abkühlung aufgestellt und hierauf mit den zugehörigen Glasdeckeln verschlossen.

Zu den unbedingt erforderlichen p_H-Messungen habe ich für die Nährlösungen und für die Nähragare ausschließlich die elektrometrische Methode verwendet. Gemessen wurde bloß mit einer Röhrenmeßkette nach WULFF-KORDATZKI (der Firma F. u. M. Lautenschläger mit einer gesättigten Kalomel-Bezugselektrode und einer Chinhydron-Meßelektrode), wofür ich nur Chinhydron pro analysi von C. Merck, Darmstadt oder Schering-Kahlbaum, Berlin benutzte. Die Elektroden wurden an ein Jonometer von Lautenschläger angeschlossen, und alle Meßergebnisse selbstverständlich auf 18° reduziert.

Über die Brauchbarkeit der Chinhydronmethode, mit der sich die p_H-Werte recht genau messen lassen, sei auf die eingehenden Ausführungen von KORDATZKI (1938, S. 107 ff.) hingewiesen. Diese Elektrode ist ohne weiteres für den p_H-Bereich von 0—8 brauchbar. Meine sämtlichen Lösungen und Nähragare überschritten aber den letzteren p_H-Wert nicht. KORDATZKI sagt zudem: „Bei gut gepufferten Lösungen (wie den meinigen) und schneller Ablesung des Meßergebnisses kann man bis p_H 9 messen", was übrigens das Lautenschlägersche Jonometer ohne weiteres, also ohne jede Umschaltung zuläßt. Durch *stark oxydierende* Stoffe kann das Potential falsche Werte anzeigen; solche sind aber in meinen Lösungen *nicht* vorhanden. *Nitrate* behindern die Messungen nicht. Ebensowenig sind in meinen Nährlösungen andere störende Verbindungen vorhanden. *Salzfehler* würden übrigens erst oberhalb 1 mol auftreten, wobei sie aber erst 0,04 p_H anzunehmen beginnen.

Jede meiner p_H-Messungen beanspruchte vom Zusatz des Chinhydrons (eine kleine Messerspitze voll) zu den zu messenden Lösungen (je einige Kubikzentimeter) allerhöchstens 3 min. Mit dem Chinhydron wurde jedesmal 30 sec geschüttelt, darauf die Chinhydronelektrode mit dem Jonometer verbunden und alsdann sofort gemessen, was, nach dem Schütteln, höchstens 1 min beanspruchte. Jede Messung wurde 2—3mal wiederholt, und aus den erhaltenen Werten das Mittel genommen. Die Abweichungen zwischen den gemessenen p_H-Werten der verschiedenen gleich konzentrierten Nährlösungen, die von ein und denselben Stammlösungen mittels 1—5 cm^3-Pipetten hergestellt wurden, war immer nur gering. Als Beispiele seien die p_H-Werte von 10 0,2% *Knop*-Nährlösungen mitgeteilt, die jedesmal neu aus der gleichen Stammlösung (vgl. S. 644) mit Monokaliumphosphat (KH_2PO) hergestellt worden waren: 4,7, 4,65, 4,64, 4,65, 4,65, 4,67, 4,66, 4,69, 4,66, 4,64, im Mittel 4,66. Entsprechend fand ich für die 0,05% *Knop*-Nährlösung mit KH_2PO_4 einen Mittelwert von 4,82 und für 0,01% 4,86.

Bei den Nähragaren bin ich zur Bestimmung der p_H-Werte folgendermaßen vorgegangen. 50 cm^3 jedes Nähragars wurden in kleinen 100 cm^3 fassenden Bechergläsern zum Erstarren gebracht und auf Zimmertemperatur abgekühlt. Alsdann wurden in einer kleinen Reibschale aus Porzellan etwa 20 cm^3 des Nähragars mit Chinhydron pro analysi mittels des Porzellanpistills zu einem möglichst gleichmäßigen Brei gründlich zerrieben und durchmischt, was etwa 2 min beanspruchte. Hierauf wurde in das Elektrodengefäß der Chinhydronelektrode eine hinreichende Menge dieses Breies gefüllt, eine in ihrem verjüngten unteren Teil dabei etwa zurückgebliebene Luftblase sorgfältig mit einem Glasstäbchen entfernt, so daß der Brei direkt mit dem Porzellanstift der Elektrode gleichmäßig

in Berührung war, und der p_H-Wert am Jonometer gemessen. Jede Messung wurde einmal mit einer neuen Menge des Breies wiederholt; die erhaltenen beiden Werte stimmten stets sehr gut miteinander überein.

II. Einfluß der Nährsalzkonzentrationen, der p_H-Werte, der Nähragare und des Lichts auf die Art der Sporenkeimung.

Ich hielt es für ratsam, die von mir beabsichtigten Versuche, die Polarität in den Laubmooskeimlingen umzukehren, an möglichst gut entwickelten Keimlingen durchzuführen. Viel Zeit und Mühe, die sich aber verlohnte, habe ich deshalb zunächst darauf verwendet, festzustellen, unter welchen Kulturbedingungen, vor allem auf welchem Nähragar man solche Keimlinge mit Chloronema und Rhizoid erhält. Zu diesem Zweck habe ich die Keimlingsentwicklung auf Agaren mit Zusätzen von *Knop*-Nährlösungen verschiedener Konzentration, die sich früher bei meinen Studien an Lebermoosen bewährt hatten, mit der auf Agaren verglichen, die von anderer Seite für Laubmoose als günstig erkannte andere Nährlösungen enthielten.

A. Die verwendeten Nährlösungen.

Über die Nährsalzansprüche der Laubmoosprotonemen findet man vor allem in einigen Arbeiten von PRINGSHEIM (1921, 1936) wertvolle Aufschlüsse. Sie wurden an *Rein*kulturen der Protonemen zuerst (1921) von *Leptobryum pyriforme* (L.) SCHR., später (1936) auch von verschiedenen anderen Laubmoosen, darunter auch von *Funaria hygrometrica*, gewonnen. Bei *Leptobryum* verwendete er (1921, S. 500) mit gutem Erfolg eine Nährlösung (ich nenne sie im folgenden stets *Pringsheim I*-Nährlösung) mit 0,05% KNO_3; 0,02% $Ca(NO_3)_2$; *0,01%* K_2HPO_4 und 0,005% $MgSO_4 + 7\,H_2O$, sowie 0,00005% Fe_2Cl_6, d. h. mit etwa 0,085% Gesamtsalzen (jedoch unter Einrechnung des Krystallwassers von $MgSO_4$). Optimal fand er aber die doppelt so starke Konzentration mit etwa 0,175% Gesamtsalzen (S. 509). Bei seinen späteren Untersuchungen (1936, S. 314) benutzte er eine noch konzentriertere Nährlösung, aber von etwas anderer Zusammensetzung (ich nenne sie *Pringsheim II*-Nährlösung), nämlich mit 0,5% KNO_3; 0,01% $MgSO_4 + 7\,H_2O$; *0,02%* KH_2PO_4 sowie 0,005% $FeSO_4$, d. h. mit etwa 0,535% Gesamtsalzen. Diese Lösung enthielt also statt des K_2HPO_4-Salzes das saurere Monokaliumphosphat; ihr fehlte aber das Kalziumsalz. Auch früher schon hatte PRINGSHEIM übrigens mit Nährlösungen ohne Kalzium gearbeitet; er sagt darüber (121, S. 504): Ca sei nicht eigens zugesetzt worden. „Da ... die Reagenzgläser und Meßgeräte mit Leitungswasser gespült wurden, war es spurenweise zugegen."

Was nun PRINGSHEIMS Nähr*agare* betrifft, so fand dieser Forscher für das Protonema von *Leptobryum* nur geringe Wuchsunterschiede zwischen 2—0,75% Agar (welch letzterer noch eben hinreichend fest wurde) und Zusätzen der Nährlösung I mit Gesamtkonzentrationen an Nährsalzen zwischen 0,065—0,0325% oder noch etwas größerer Verdünnung. Später (1936, S. 321) hat er nochmals hervorgehoben, daß die von ihm untersuchten Laubmoosprotonemen, also auch die von *Funaria hygrometrica*, gegen verschiedene Nährsalz- und Agarkonzentrationen nur wenig empfindlich sind. In Vergleichsversuchen mit *Funaria*-*keimlingen* habe ich den gleichen Eindruck gewonnen. Am Licht freilich fand PRINGSHEIM (1936, S. 322) bei *Funaria* ein hohes Nährsalzbedürfnis.

Nach PRINGSHEIM scheint auch der p_H-Wert (natürlich innerhalb gewisser Grenzen) bei allen von ihm untersuchten Moosprotonemen ziemlich gleichgültig zu sein (1921, S. 506 ff. und 1936, S. 320). Wenigstens war z. B. im Wuchs des Vorkeims bei *Funaria* kein Unterschied zwischen p_H 6—8 zu sehen. Die Toleranz gegenüber Säuregraden muß aber noch viel weiter gehen; sonst hätte dieser Autor nicht mit guten Erfolgen Nährlösungen einerseits mit dem alkalischeren K_2HPO_4 und dem saureren KH_2PO_4 für seine Moosprotonemen, ja für die meisten (1936) sogar nur mit dem letzteren Phosphorsäuresalz verwenden können (vgl. dazu meine Ausführungen weiter unten, S. 651). Gleichwohl vermutet PRINGSHEIM (1936, S. 313), daß *Funaria hygrometrica* am Standort in der Natur basische Reaktion zusagt.

Die Klärung folgender Fragen mit entsprechend zusammengesetzten Nähr*agaren* durch tastende Versuche mit Sporenkeimlingen, und zwar meiner beiden *Funaria*-Sippen schien mir zunächst geboten:

1. Ist die *Pringsheim I*-Nährlösung, die die gleichen Salze wie meine *Knop*-Nährlösung enthält, jedoch in anderen Konzentrationen, der letzteren überlegen? (Die *Pringsheim II*-Lösung habe ich wegen ihrer abweichenden Zusammensetzung nicht verwendet.)

2. Wie reagieren die *Funaria*-Sporen und ihre Keimlinge auf verschiedene Konzentrationen dieser beiden Nährlösungen?

3. Welchen Einfluß hat es auf die Sporenkeimlinge, wenn man in den beiden Nährlösungen das Phosphat durch eines der anderen möglichen Phosphate ersetzt?

Um möglichste Konstanz in den Zusammensetzungen der Nährlösungen (und der Nähragare) zu gewährleisten, bin ich in allen Versuchen von gleichen *Stamm*lösungen ausgegangen. Diese waren folgendermaßen zusammengesetzt.

Meine Knop-Nährlösung.

Stammlösungen I:	82,239 g	$Ca(NO_3)_2 + 4H_2O$	zu je 500 cm³ Lösung.
II:	29,3 g	$MgSO_4 + 7H_2O$	
	14,3 g	KNO_3	
IIIa:	14,3 g	KH_2PO_4	
oder IIIb:	14,3 g	K_2HPO_4	
oder IIIc:	19,153 g	$K_3PO_4 + 4H_2O$	

1 cm³ I + 1 cm³ II + 1 cm³ III (a, b oder c) + 97 cm³ H_2O dest. geben eine 0,2% *Knop*-Nährlösung (oder unter Einschluß des Krystallwassers von $MgSO_4$ und nur von diesem: 0,23%). 100 cm³ 1% Agar + 0,2% *Knop*-Lösung stellte ich alsdann in der Weise her, daß 50 cm³ 2% Agar mit 1 cm³ I + 1 cm³ II + 1 cm³ III (a, b oder c) + 47 cm³ H_2O dest. gemischt wurden. Entsprechend wurden die *Pringsheim I*-Nähragare hergestellt.

Pringsheim I-Nährlösung.

Stammlösungen I:	11,51 g	$Ca(NO_3)_2 + 4H_2O$	zu je 400 cm³ Lösung.
II:	2 g	$MgSO_4 + 7H_2O$	
IIIa:	20 g	KNO_3	
	4 g	KH_2PO_4	
IIIb:	20 g	KNO_3	
	4 g	K_2HPO_4	
IIIc:	20 g	KNO_3	
	5,358 g	$K_3PO_4 + 4H_2O$	

1 cm³ I + 1 cm³ II + 1 cm³ III (a, b oder c) + 97 cm³ H_2O dest. geben die Nährlösung I von PRINGSHEIM in der früher (vgl. S. 643) angegebenen Konzentration mit 0,085% Gesamtsalzen (unter Einschluß des Krystallwassers von $MgSO_4$ und nur von diesem).

PRINGSHEIM setzte dieser Nährlösung I noch 0,00005% $FeCl_3$ zu. Ich dagegen habe für meine sämtlichen Versuche *alle* Nährlösungen, also auch die nach PRINGSHEIM, ohne Eisenzusatz benutzt; denn ich fand keinen Unterschied in der Keimung und im Wachstum der *jugendlichen* Keimlinge, ob Eisen zugegeben worden war oder nicht. Der Agar dürfte Spuren von Eisen enthalten.

Ein wichtiger Unterschied der ursprünglichen Nährlösungen nach *Knop* und *Pringsheim I* besteht abgesehen von der verschiedenen Gesamtkonzentration an Salzen darin, daß die erstere den Phosphor als KH_2PO_4, die letztere dagegen als K_2HPO_4 enthält, wodurch allein ein verschiedener p -Wert beider Lösungen zustande kommen muß. Um beide Nährlösungen vergleichbarer zu machen, habe ich daher für beide stets das gleiche Kaliumphosphat und noch dazu in gleicher Konzentration genommen. Dies letztere aber gelang ohne weiteres, wenn ich die Stammlösungen nach *Pringsheim I* folgendermaßen verdünnte: 2,86 cm³ I + 2,86 cm³ II + 2,86 cm³ III (a, b oder c) + 91,42 cm³ H_2O dest. Nun enthalten nämlich die einander entsprechenden Nährlösungen folgende Salzmengen.

Tabelle 1.

	0,2% Knop[1] g	0,236% Pringsheim I[1] g
KNO_3	0,0286	0,143
$Ca(NO_3)_2$	0,1143	0,0572
$MgSO_4 + 7\,H_2O$	0,0586	0,0143
KH_2PO_4 (bzw. K_2HPO_4 oder K_3PO_4 *ohne* H_2O)	0,0286	0,0286

[1] Bei Ausschluß des Krystallwassers der Salze (oder 0,23% *Knop* und 0,2431% *Pringsheim I* bei Einschluß des Krystallwassers von $MgSO_4$).

In beiden Nährlösungen ist nun der Gehalt an Phosphaten völlig und der an *Gesamt*salzen ziemlich gleich. Dagegen enthält die *Knop*-Lösung etwa doppelt so viel $Ca(NO_3)_2$, etwa fünfmal soviel $MgSO_4 + 7\,H_2O$, jedoch nur etwa den fünften Teil von KNO_3, so daß sie also viel ärmer an K ist.

Verdünnt man diese Lösungen gleich weit, so erhält man natürlich stets wieder Nährlösungen mit gleichen Phosphatmengen und annähernd gleichen Mengen an Gesamtsalzen, aber entsprechend relativ verschiedenen Gehalten an den einzelnen Neutralsalzen.

B. Die p_H-Werte der Nährlösungen.

Bei meinen Keimungsversuchen mit den *Funaria*sporen zeigte es sich alsbald, daß ein Einblick wenigstens in die ungefähren p_H-Werte der dabei verwendeten Nähragare unerläßlich war. Von vornherein war anzunehmen, daß die p_H-Werte der *Knop*- und der *Pringsheim I*-Nähr*lösungen*, die das gleiche Kaliumphosphat in derselben Konzentration enthielten, recht genau gleich sein würden, da sie in diesen beiden Lösungen nur von dem in ihnen enthaltenen Phosphorsalz abhängen. Von der Richtigkeit dieser Vermutung glaubte ich mich aber doch zunächst einmal, ehe ich an die Bestimmung der p_H-Werte bei den Nähragaren ging, überzeugen zu müssen, zumal ich bei ihnen infolge mir ganz unbegreiflicher Widersprüche zwischen den ersten Meßergebnissen bei den Nährlösungen auf

unerwartete, für mich nicht unwichtige Erscheinungen stieß, die mir aus der Literatur nicht bekannt waren. Die für Nährlösungsfragen bedeutsame Arbeit von TOTTINGHAM (1914), in der man Angaben darüber vermuten könnte, war mir leider unzugänglich.

a) Nährlösungen mit KH_2PO_4. Die Übereinstimmung dieser am selben Tage nebeneinander ermittelten p_H-Werte ist vollauf befriedigend. Nicht unwichtig ist es im Hinblick auf das ganz andersartige Verhalten der Lösungen, die K_2HPO_4 oder K_3PO_4 enthielten, daß die p_H-Werte der KH_2PO_4-haltigen Lösungen im Lauf von 4—12 Tagen bei täglich neuen Messungen unverändert bleiben.

Tabelle 2. *Nährlösungen mit KH_2PO_4.*

Knop-Nährlösungen[1]		Pringsheim I-Nährlösungen	
%	pH	%	pH
0,2	4,7	0,236	4,69
0,05	4,83	0,059	4,85
0,01	4,8	0,0118	4,76

[1] Vergleiche dazu auch S. 645.

b) Nährlösungen mit K_2HPO_4. Für diese natürlich alkalischeren Nährlösungen ist eine Zunahme ihrer Säuregrade im Laufe der Zeit sehr auffällig. Ich begnüge mich aus der Fülle meiner Messungen einige solche für die 0,2% *Knop*-Nährlösung hier mitzuteilen.

Messungen der p_H-Werte in Stundenabständen und über viel längere Zeiträume ergaben für die 0,2% *Knop*-Nährlösung mit K_2HPO_4 etwa folgendes Gesamtbild. In den ersten beiden Stunden nach Herstellung der Lösungen bleibt bei Zimmertemperatur der p_H-Wert ziemlich unverändert 6,9—6,95. In der folgenden Stunde sinkt er plötzlich um etwa 0,4; darauf folgt ein langsameres Fallen, das in 24 Std 0,6—0,67 und in etwa vier Tagen (von der Anfertigung der Lösungen an) insgesamt ungefähr 1,0—1,1 erreicht und in den 2—3 folgenden Tagen weiter noch ein wenig, um etwa 0,06—0,08, fortschreiten kann, um alsdann aufzuhören. Die Gesamtabnahme des p_H betrug durchschnittlich etwa 1,16—1,18, der End-p_H-Wert der 0,2% *Knop*-Lösung also 5,74—5,8 gegenüber anfangs 6,9—6,95. Dies bedeutet eine bedeutende Zunahme des Säuregrades, die sich physiologisch recht bemerkbar machen könnte! Es dürfte sich um eine allmähliche Einstellung eines Gleichgewichtes handeln.

Tabelle 3. *Nährlösungen mit K_2HPO_4.*

pH-Werte		
unmittelbar nach Herstellung der Lösungen	nach etwa	also Abnahme
6,894	8 Std 6,345	0,549
6,91	9 Std 6,363	0,547
6,98	8 Std 6,4	0,58
6,95	8 Std 6,35	0,6
6,93	8 Std 6,35	0,58
6,9	8 Std 6,325	0,575
6,97	18 Std 6,392	0,588
Mittel 6,94	6,36	0,574

Allerdings ist die Frage berechtigt, ob diese Veränderung der p_H-Werte bei meinen Keimungsversuchen wirksam werden kann. Zur Herstellung meiner Nährlösungsagare müssen die Agargallerte und die mit ihr zu mischenden Nährlösungen erhitzt werden (vgl. S. 642). Geprüft werden mußte also, welchen Einfluß dies auf das Sinken der p_H-Werte hat. Dabei zeigte es sich, daß durch kurzes *Aufkochen* der 0,2% K_2HPO_4-haltigen *Knop*-Lösung und anschließende schnelle Abkühlung an der fließenden Wasserleitung die p_H-Werte sofort um 1,14—1,2 sanken, um weiterhin wesentlich konstant zu bleiben, während sie in den nicht

erhitzten Vergleichslösungen im Verlauf von 6 Tagen wie üblich wieder langsam abnahmen und zuletzt noch nicht ganz den Wert wie nach der Erhitzung angenommen hatten. Hinreichende Erhitzung ist also offenbar ein einfaches Mittel, um in den *Knop*-Lösungen ziemlich konstante Säuregrade zu erhalten[1].

Mit einigen tastenden Messungen wurde auch die Abnahme der p_H-Werte in den weiter verdünnten *Knop*-Lösungen verfolgt.

0,05% *Knop* mit K_2HPO_4. Anfangs-p_H-Wert durchschnittlich 7,25 (also etwas alkalischer als 0,2% *Knop*). Abnahme des p_H in 16 Std nur etwa 0,2, in 4—5 Tagen im ganzen etwa 0,346, also weit weniger als in 0,2% *Knop*.

0,01% *Knop* mit K_2HPO_4. Anfangs-p_H-Wert etwa 6,7. Abnahme in 16 Std etwa 0,245, in 4—5 Tagen im ganzen nur etwa 0,26, also noch etwas weniger als in 0,05% Lösung.

In beiden Nährlösungskonzentrationen nimmt der p_H-Wert also fast nur während der ersten 16 Std ab. Den Einfluß der Erhitzung auf die Abnahme der p_H-Werte in diesen Nährlösungskonzentrationen habe ich nicht untersucht.

Die 0,236, 0,059 und 0,012% *Pringsheim I*-Lösungen, mit K_2HPO_4 unterschieden sich von den entsprechenden *Knop*-Nährlösungen nicht.

c) Nährlösungen mit K_3PO_4. Das Ergebnis der p_H-Messungen wich nicht unwesentlich von den vorigen ab. Auch in diesen Nährlösungen, die noch alkalischer sind als die mit K_2HPO_4, ist zwar eine Abnahme der p_H-Werte *sehr* auffällig. Aber sie verläuft doch ganz anders. In den ersten 10 Std (nach der Herstellung der 0,2%-Lösungen) ist der Abfall des ursprünglichen p_H-Wertes von 7,85—7,9 nur recht gering. Darauf erst setzt in den folgenden 2—3 Tagen eine rapide Verminderung um etwa 0,636—0,657 ein, die in geringerem Ausmaß noch mehrere folgende Tage andauert. Nach im ganzen 9—10 Tagen hat sich der p_H-Wert um etwa 0,944—1,515 vermindert, so daß alsdann der End-p_H-Wert nur noch etwa 6,4—6,5 beträgt.

Auch dem Erhitzen gegenüber zeigen die p_H-Werte der 0,2% *Knop*-Lösungen mit K_3PO_4 Besonderheiten. Kurzes Aufkochen dieser Lösungen hat nämlich zum Unterschied mit den K_2HPO_4-Nährlösungen nur eine geringfügige Abnahme des p_H zur Folge. Daher nimmt der p_H-Wert in den folgenden Tagen immer noch weiter ab, aber in der nicht erhitzten und in der erhitzten Lösung durchaus nicht gleichzeitig. Hier dafür 2 Beispiele.

Tabelle 4. *0,2% Knop-Nährlösung mit K_3PO_4.*

a) Ohne Erhitzung			b) Nach Erhitzung		
nach	p_H	Abnahme	nach	p_H	Abnahme
1 Std	7,77		1 Std	7,619	
		−0,158			−0,083
+26 Std	7,612	−0,226	+26 Std	7,536	**−0,559**
+24 Std	7,386	**−0,39**	+24 Std	6,977	−0,005
+24 Std	6,996	−0,09	+24 Std	6,972	−0,437
+72 Std	6,906		+72 Std	6,535	
	Im ganzen	−0,864		Im ganzen	−1,084
20 min	7,84		28 min	7,684	
		−0,078			0,002
+71 Std	7,762	−0,16	+71 Std	7,686	**0,511**
+25 Std	7,602	**−0,645**	+25 Std	7,175	0,29
+47 Std	6,975		+47 Std	6,885	
	Im ganzen	−0,883		Im ganzen	−0,699

[1] Diese Beobachtung bestärkt mich in meiner auf Messungen sich stützenden Vermutung, daß auch die Höhe der Zimmertemperatur bereits einen gewissen Einfluß auf die Geschwindigkeit des p_H-Abfalls hat.

In den 0,05% *Knop*-Lösungen mit K_3PO_4, die anfangs einen p_H-Wert von etwa 8,0 aufweisen, nehmen die p_H kaum anders als in der 0,2% ab. Die Gesamtverkleinerung betrug in 6 Tagen etwa 0,894; sie ist entschieden viel größer als in der 0,005% *Knop*-Lösung mit K_2HPO_4, so daß die End-p_H-Werte in beiden Lösungen nahezu gleich werden (Lösung mit K_2HPO_4 nach 4 Tagen etwa 6,9; Lösung mit K_3PO_4 ebenfalls nach 4 Tagen etwa 7,1).

In der 0,01% *Knop*-Lösung mit K_3PO_4 ist der p_H-Wert zunächst etwa 7,15, also viel kleiner als in den konzentrierteren Lösungen. Er fiel alsdann im Laufe von 4 Tagen im ganzen um etwa 0,385—0,5, und zwar schon in den ersten 16 Std nach Herstellung der Lösungen. Wie es scheint, verringert sich also der p_H-Wert etwas mehr als in der 0,01% *Knop*-Lösung mit K_2HPO_4.

Bei den *Pringsheim I*-Nährlösungen mit K_3PO_4, die sich wiederum völlig ebenso verhielten, lagen die Ausgangs-p_H-Werte jedoch ein wenig höher als bei den gleichzeitig gemessenen 0,2% und 0,05% *Knop*-Lösungen mit K_3PO_4: nämlich um etwa 0,26—0,27 bei der 0,236% *Pringsheim I*-Lösung und um etwa 0,2 bei der 0,059%-Lösung.

C. p_H-Werte der Nähragare.

Für einige der *1% Agargallerten*, wie sie allein meinen Nähragaren zugrunde lagen, habe ich folgende p_H-Werte ermittelt.

Tabelle 5.

Von 2% Stammagar bereitet am	p_H-Werte
3. 2. 43	5,354 (21. 6. 43); 5,23 (3. 3. 44)
10. 2. 43	5,345 (10. 7. 43); 5,23 (2. 11. 43)
19. 1. 44	5,625 (24. 1. 44)
19. 1. 44	5,53 (14. 2. 44)
	Mittel 5,46

Die p_H-Werte der 1% Agargallerte wichen nur ganz unwesentlich von denen des zur Herstellung desselben verwendeten H_2O redest. ab. Es sieht aber so aus, als würden die Stammgallerten bei längerem Stehen etwas saurer (vgl. die beiden rechts verzeichneten Werte!).

Die p_H-Werte der *Nähragare* teile ich kurz tabellarisch nur für die Nähragare mit den *Knop*-Nährlösungen (K) mit, da die der entsprechend konzentrierten Nähragare mit *Pringsheim I*-Lösungen nicht wesentlich von jenen abwichen.

a) Nähragar mit KH_2PO_4 (Tabelle 6). Nach diesen Zahlen sieht es so aus, als ob die bald nach Bereitung der 2% Stammagare hergestellten 1% Nähragare etwa um 0,2—0,3 alkalischer wären als die ihnen entsprechenden Nährlösungen, dagegen die 5—7 Monate nach Bereitung der 2% Stammagare hergestellten etwa ebenso oder sogar ein wenig saurer als diese Nährlösungen. Diese Beobachtung würde mit der vorher mitgeteilten übereinstimmen, daß der p_H-Wert sich im Stammagar bei längerem Stehen etwas nach der sauren Seite verschiebt.

b) Nähragar mit K_2HPO_4 (Tabelle 7). Die p_H-Messungen wurden für die Nährlösungen wie auch für die Nähragare stets etwa 24—25 Std nach ihrer Herstellung durchgeführt, und zwar deshalb, weil auch die Aussaat der Sporen auf die Nährböden niemals früher stattfand. Während aber die Nährlösungen, die für die Nähragare dienten, bei Zimmertemperatur bereitet wurden, mußten die entsprechenden Nähragare heiß hergestellt werden, worauf sie auch bei Zimmertemperatur neben den Nährlösungen aufbewahrt wurden.

Tabelle 6. *Nähragar mit KH_2PO_4.*

	0,2 % K	0,2 % K + 1 % A	0,05 % K	0,05 % K + 1 % A	0,01 % K	0,01 % K + 1 % A
			2% Stammagar bereitet am 26. 12. 42.			
20. 1. 43	4,643	4,84	4,798	5,117	4,83	**5,122**
28. 1. 43	4,65	4,76	4,845	4,99		
8. 2. 43	4,66	4,88	4,92	5,195		
13. 2. 43	4,663	4,84	4,867	5,1		
15. 2. 43	4,366	4,88	4,8'2	5.105		
Mittel	4,65	**4,84**	4,86	**5,1**		
		+ 0,19		+ 0,24		+ 0,29
			2% Stammagar bereitet am 3. 2. 43.			
3. 7. 43	4,8	4,82				

	0,2 % K	0,2 % K + 1 % A	0,05 % K	0,05 % K + 1 % A
		2% Stammagar bereitet am 10. 2. 43.		
10. 7. 43	4,8	4,85		
		2% Stammagar bereitet am 28. 6. 42.		
23. 1. 43	4,66	4,395	4,75	4,516
23. 1. 43	4,67	4,493		
Mittel	4,665	4,44		
		−0,225		−0,234

Tabelle 7. *Nähragar mit K_2HPO_4.*

	0,2 % K	0,2 % K + 1 % A	0,05 % K	0,05 % K + 1 % A	0,01 % K	0,01 % K + 1 % A
			2% Stammagar bereitet am 26. 12. 42.			
24. 1. 43	6,32	6,11	7,00	6,5	6,2	5,67
			2% Stammagar bereitet am 3. 2. 43.			
10. 2. 43	6,55	6,35	7,05	6,53	6,29	5,82
Mittel	6,435	**6,23**	7,025	**6,515**	6,245	**5,745**
		−0,2		−0,51		−0,5

Tabelle 8. *Nähragar mit K_3PO_4.*

	0,2 % K	0,2 % K + 1 % A	0,05 % K	0,05 % K + 1 % A	0,0 % K	0,0 % K + 1 % A
			2% Stammagar vom 26. 12. 42.			
26. 1. 43	7,78	7,39	7,87	7,195	6,8	6,17
			2% Stammagar vom 3. 2. 43.			
9. 2. 43	8,06	7,58	7,95	7,0	6,99	6,18
Mittel	7,92	**7,485**	7,91	**7,697**	6,895	**6,18**
		−0,43		−0,812		−0,715

c) Nähragar mit K_3PO_4. Hier gilt das zuletzt unter b) Gesagte mit der Abweichung, daß die p_H-Werte schon etwa 16 Std nach Anfertigung der Nährlösungen und -agare bestimmt wurden. Auch die Aussaat der Sporen erfolgte nach dieser Zeit.

Daß die p_H-Werte in den Nähragaren mit K_3PO_4 wesentlich kleiner sind als in den entsprechenden K_3PO_4-haltigen Nährlösungen, dürfte sich daraus erklären, daß die Nährlösungen zur Bereitung der Nähragare erhitzt werden mußten. Die im Laufe der Zeit etwa noch fortschreitende Abnahme der p_H-Werte in den Nähragaren, die K_2HPO_4 oder K_3PO_4 enthielten, so wie früher bei den Nährlösungen zu verfolgen, dafür lag keine Veranlassung vor, da für meine beabsichtigten Versuche die *genaue* Kenntnis der p_H-Werte in den dabei benutzten Nähragaren zunächst nicht erforderlich schien. Nach meinen Beobachtungen über die Abnahme der p_H-Werte in den K_2HPO_4- und den K_3PO_4-haltigen Nährlösungen muß man sich aber darüber klar sein, daß bei Versuchen mit solchen, namentlich den K_3PO_4-haltigen, Nähragaren nicht mit einer genauen Übereinstimmung ihrer p_H-Werte mit den von mir vorstehend mitgeteilten gerechnet werden darf. Ist doch anzunehmen, daß sich die p_H-Werte in ihnen nicht anders als in den entsprechenden Nährlösungen verändern. Um die p_H-Werte dieser Nähragare zur Zeit der Sporenaussaaten genau zu kennen, müßten sie also vor einem jeden Versuch von neuem ermittelt werden.

D. Orientierende Versuche über die Keimung der Funariasporen auf den verschieden zusammengesetzten Nähragaren.

Zunächst habe ich festgestellt, daß sich die Keimungsart der Sporen einer und derselben Sippe in mehreren Versuchsschälchen, die ganz gleich zusammengesetzten und hergestellten Nähragar enthielten und nebeneinander bei gleicher Beleuchtung aufgestellt worden waren, auch dann nicht unterscheidet, wenn jedes der Schälchen reife Sporen aus *verschiedenen* Sporogonen enthielt, die der *gleichen* Sippe und Kulturschale entstammten. Dieser Befund bestätigt also die früher (S. 641) mitgeteilte gegenteilige Beobachtung von TREBOUX nicht. Allerdings keimten wie bei den Versuchen SCHOENES mit Nährlösungen nicht alle Sporen eines Sporogons ganz gleich, ein Anzeichen dafür, daß der innere, noch ganz unbekannte Zustand der Sporen mehr oder minder großen Einfluß auf deren Keimungsart hat.

Die Eignung der verschieden zusammengesetzten Nähragare für die Keimung und die Keimlingsentwicklung der Sporen wurde stets in der Weise geprüft, daß mehrere mit Sporen aus einem und demselben Sporogon beschickte Versuchsschälchen mit verschieden zusammengesetzten Nährböden zu gleicher Zeit nebeneinander unter gleichen Außenbedingungen bei einseitig einfallendem Tages- oder künstlichem Dauerlicht aufgestellt wurden. Dabei zeigte es sich immer, daß bei einseitiger Dauerbelichtung mit 3000—4000 Lux die Entwicklung der Keimlinge ganz wesentlich gegenüber seitlich einfallendem Tageslicht gefördert wurde, wohl neben dem Licht eine Wirkung der Temperatur.

Im übrigen bin ich genötigt, die Versuche mit den beiden dazu verwendeten Sippen von *Funaria* getrennt zu behandeln.

a) Versuche mit dem Bonner Stamm. Das Ergebnis der Keimungsversuche geht aus der Tabelle 9 genügend hervor. In ihr bedeuten >,

Tabelle 9.

Knop-Agar	KH_2PO_4	K_2HPO_4	K_3PO_4
(0,2%;	0,2 > 0,05	0,05 ≧ 0,2	0,05 > 0,2
0,05%;	> 0,01	0,2 ≧ 0,2 KH_2PO_4	> 0,01
0,01%)	0,05 ≧ 0,01	0,01 = 0,01 KH_2PO_4	> 0,2 KH_2PO_4
			0,2 = 0,05 K_2HPO_4

Tabelle 10.

Pringsheim I	KH_2PO_4	K_2HPO_4	K_3PO_4
(0,236%;	0,236 < 0,2 Knop KH_2PO_4	0,236 ≧ 0,05	0,236 ≧ 0,06
0,06%;	0,06 < 0,05 Knop KH_2PO_4	≧ 0,236 KH_2PO_4	> 0,012
0,012%)	0,012 < 0,01 Knop KH_2PO_4	≧ 0,06 KH_2PO_4	0,06 ≧ 0,012
			≧ 0,059 K_2HPO_4

daß der links von diesem Zeichen stehende Nähragar günstiger war als der rechtsstehende, < das Gegenteil.

Die Tabelle 10 zeigt, daß die *Knop*-Nähragare den Agaren mit annähernd gleich konzentrierten *Pringsheim I*-Lösungen überlegen sind, allerdings ist dies nur in geringem Maß der Fall. Erhöht man die Alkaleszenz des Nähragars durch Ersatz des KH_2PO_4 durch K_2HPO_4 oder K_3PO_4, so wird die Keimlingsentwicklung entschieden begünstigt. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen ganz mit denen von Heitz (1942, S. 18) überein. Am allerbesten wuchsen die Keimlinge wohl in einem *Knop*-Nähragar mit 0,05% *Knop*-Nährlösung, die K_3PO_4 enthielt.

Wichtig ist schließlich der Hinweis, daß die Sporen des Bonner Stamms auch noch auf Agar, der gar keine Nährsalze enthält, auskeimen und leidlich entwickelte Keimlinge liefern.

b) Versuche mit dem Freiburger Stamm. Sie zeigten, daß diese Sippe entschieden viel säureempfindlicher ist als der Bonner Stamm. Die Keimung ihrer Sporen und das Wachstum ihrer Sporenkeimlinge ist nämlich auf den KH_2PO_4-haltigen *Knop-* und *Pringsheim I*-Nähragaren sowie auf Agar ohne Nährsalze nur ganz kümmerlich und mehr oder minder pathologisch. Dies wird aber sofort anders, wenn man das Phosphorsalz durch K_2HPO_4 oder K_3PO_4 ersetzt. Die Tabelle 11 belehrt über die Entwicklung der Keimlinge auf den verschiedenen Nähragaren mit diesen Phosphorsalzen.

Hierzu wäre noch darauf hinzuweisen, daß die Keimlinge auch dieser Sippe sich auf Nähragaren mit *Knop*-Nährlösungen ein wenig besser entwickeln als auf solchen mit *Pringsheim I*-Lösungen entsprechender Konzentration.

Tabelle 11.

Knop-Agar mit KH_2PO_4	K_2HPO_4	K_3PO_4
(0,2%; 0,05%; 0,01%)	0,2 $\geq$ 0,05 0,01 = 0,01 KH_2PO_4 (schlecht!)	
Pringsheim I (0,236%; 0,06%; 0,012%)	0,236 > 0,06 0,236 > 0,012	0,236 > 0,06 0,236 > 0,012 0,06 < 0,012 0,236 > 0,236 K_2HPO_4 0,012 > 0,012 K_2HPO_4 0,06 $\geq$ 0,06 K_2HPO_4

Aber auch in der Keimungsweise der Sporen machen sich zwischen dem Bonner und dem Freiburger Stamm recht auffällige Unterschiede bemerkbar, wenn ihre Sporen auch auf gleich zusammengesetzte Nähragare ausgesät worden und alle sonstigen Außenbedingungen während der Keimung der Sporen ganz gleich waren. Schon früher (S. 639) habe ich hervorgehoben, daß die Keimungsart der Sporen sehr stark von der Intensität der Beleuchtung abhängt: Während die Sporen in hellem Licht zuerst Rhizoide und erst später die Chloronemen treiben, entstehen in schwachem Licht nur die letzteren. Entsprechende Unterschiede machen sich aber auch bei gleicher Beleuchtung und gleichen sonstigen Außenbedingungen (etwa wenn man die Versuchsschälchen an der gleichen Stelle nebeneinander aufstellt) infolge ganz anderer Einflüsse geltend. So entstanden z. B. in Vergleichsversuchen mit Sporen aus je *einem* Sporogon bei einseitiger Beleuchtung mit hellem Tageslicht durchschnittlich beim *Bonner* Stamm zuerst Rhizoide und später Chloronemen

auf 1% Agar ohne Nährsalze — 0,2 % *Knop*-Agar mit K_2HPO_4
0,2% *Knop*-Agar mit KH_2PO_4 — 0,05% *Knop*-Agar mit K_2HPO_4,

fast nur Chloronemen ohne Rhizoide

auf 0,05% *Knop*-Agar mit KH_2PO_4 — 0,01% *Knop*-Agar mit K_2HPO_4,
0,01% *Knop*-Agar mit KH_2PO_4

dagegen beim *Freiburger* Stamm fast nur Chloronemen ohne Rhizoide (höchstens nachträglich als ganz kurze Stummel), statt der letzteren aber nicht selten negative Chloronemen, ja vereinzelt ganz allein solche

auf 1% Agar ohne Nährsalze — 0,05% *Knop*-Agar mit K_2HPO_4
0,2% *Knop*-Agar mit KH_2PO_4 — 0,01% *Knop*-Agar mit KH_2PO_4
0,2% *Knop*-Agar mit K_2HPO_4 — 0,01% *Knop*-Agar mit K_2HPO_4.
0,05% *Knop*-Agar mit KH_2PO_4

Man könnte versucht sein, diese Unterschiede zwischen dem Bonner und dem Freiburger Stamm auf eine größere Lichtbedürftigkeit des letzteren zurückzuführen (vgl. dazu das auf S. 640 Gesagte). Da sie sich aber auch in recht hellem Licht bemerkbar machen, dürfte dafür doch

eine andere Ursache maßgebend sein, nämlich vor allem die größere Säureempfindlichkeit der Freiburger Sippe. Übrigens haben höhere Säuregrade bei beiden Stämmen zur Folge, daß die Chloronemen nicht mehr so streng polar gegen die von der Seite einfallenden Lichtstrahlen auskeimen wie auf alkalischeren Nähragaren.

Wenn die Chloronemen eine gewisse Länge erreicht haben, ändert sich beim Bonner Stamm in sehr hellem Tageslicht auf KH_2PO_4-haltigen Nähragaren meist plötzlich ihre phototropische Reaktionsweise: Anfangs sehr ausgesprochen positiv phototropisch stellen sie sich nun mit scharfem Knie transversal quer zum einfallenden Licht ein, wachsen ferner also senkrecht zu diesem weiter. Diese Tatsache wie überhaupt der Phototropismus der Keimlinge und auch der älteren Protonemen in Abhängigkeit von den Lichtintensitäten lohnte wohl sehr eine eingehende Untersuchung.

Sehr beachtenswert ist alsdann ferner, daß eine kleinere oder größere Zahl von Sporen in jeder Nährlösungskonzentration (auf einigen von diesen aber in größerer Zahl) an Stelle eines negativ phototropischen Rhizoids einen lebhaft grünen dickeren Chloronemafaden treibt (vgl. Abb. 3, A), der sich im Laufe der Zeit in einem flachen Bogen positiv phototropisch lichtwärts krümmt, ja bei Beleuchtung von der Seite sich sofort durch eine knieförmige Krümmung in Richtung der Lichtstrahlen einstellt (Abb. 3, A). Man findet sogar Sporen, die überhaupt nur mit einem vom Licht weggewendeten, also negativen Chloronema auskeimen, das sich alsdann auch so, wie eben beschrieben, verhält (Abb. 3, C).

Nach allen mitgeteilten Beobachtungen kann man sich nicht darüber wundern, wenn man selbst unter ganz gleichen Außenbedingungen mit Sporenaussaaten von *Funaria hygrometrica* ganz verschiedene Ergebnisse erhält. Denn erheblichen Einfluß haben darauf eben die physiologischen Eigenschaften der Rasse, die man zufällig in die Hände bekommen hat. Es wäre übrigens vielleicht zweckmäßig, zu ermitteln, ob die Sporen, die in *einem* Sporogon gebildet werden und sich bei der Keimung verschieden verhalten, bei den Sippen immer genetisch einheitlich sind. Wissen wir doch noch gar nichts darüber, ob in den verschiedenen Stämmen von *Funaria hygrometrica* nicht oft Bastarde zwischen verschiedenen Rassen vorliegen.

Aus allen meinen vergleichenden Keimungsversuchen mit den *Knop*- und den *Pringsheim I*-Nähragaren geht hervor, daß auf ihnen die Sporen von *Funaria hygrometrica* bei gleichen Konzentrationen der beiden zugegebenen Nährlösungen ziemlich gleich keimen, und daß auch die Unterschiede in der Keimlingsentwicklung nur recht geringfügig sind. Das gleiche scheint auch für die beiden dafür benutzten *Physcomitrium*-Arten zu gelten.

Aber mehrere der geprüften Nährlösungen übten einen recht merkwürdigen, umpolarisierenden Einfluß auf die Keimlingsorgane aus. Davon sollen die folgenden Abschnitte dieser Arbeit handeln. Ich hatte es also gar nicht mehr nötig, nach besonderen Methoden zu suchen, durch die eine Umpolarisierung der Keimlingsorgane erreichbar wäre.

III. Polare Umstimmung des Chloronemas.

Bei *Funaria hygrometrica* (noch ausgesprochener z. B. bei *Physcomitrium piriforme* und *Catharinaea undulata*) unterscheiden sich die Keimlingschloronemen, wenigstens wenn sie in hinreichend hellem Licht entstanden sind, von den Keimlingsrhizoiden nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch so auffällig, daß kein Zweifel darüber aufkommen kann, was man vor sich hat: Das dicke, am Ende abgerundete, an großen Chloroplasten reiche und daher lebhaft grüne Chloronema ist nach der Keimung zunächst stark positiv phototropisch und (wohl nur schwach) negativ geotropisch, um sich später, wenigstens beim Bonner Stamm und auf KH_2PO_4-haltigem Nähragar, in *hellem* einseitigem Tageslicht meist senkrecht, also transversal zu den Lichtstrahlen einzustellen. Das viel dünnere, am Ende zugespitzte, an kleinen und nur schwach grünen Chloroplasten ziemlich arme, daher nahezu farblose Keimlingsrhizoid ist dagegen dauernd negativ phototropisch und positiv geotropisch. Die Stellung der Endwände läßt jedoch keine klaren Unterschiede zwischen den beiden Organen erkennen: In der Regel sind nämlich in beiden die Querwände zunächst senkrecht zu den Längswänden gerichtet. Schräge Querwände, die die weiter herangewachsenen Rhizoiden meist mehr oder minder auszeichnen, beobachtete ich aber, wie schon GOEBEL (1889, S. 8), gelegentlich auch in den Chloronemen; ja bei *Catharinaea* sind in diesen sogar stark geneigte häufig.

Das bei *Funaria* nicht selten an Stelle des Rhizoids sich bildende und diesem gleich gerichtete zweite Chloronema (ich nenne es ferner stets negatives Chloronema) ist morphologisch und physiologisch ganz ebenso wie das normale, positive, vom Rhizoid verschieden.

A. Polare Umstimmung des Chloronemas bei Mangel an Nährsalzen.

Eine sehr auffällige polare Umstimmung der Chloronemen in typische Rhizoide tritt beim *Bonner* Stamm von *Funaria hygrometrica* im Laufe weniger Tage nach der Sporenkeimung stets ein, wenn diese auf Agar (0,5—2%) ohne Nährsalze oder mit zu wenig solchen (etwa 0,0001% *Knop* und weniger) erfolgt war, und zwar ebenso in sehr hellem, von der Seite oder von oben einfallendem Tages- und dauerndem Kunstlicht wie in gedämpftem Licht. Auch für alle Seitenzweige des Chloronemas gilt dies: Alle Chloronemen krümmen sich dabei in Form von ziemlich

engen Bögen negativ phototropisch und schwach positiv geotropisch; die Fadenenden spitzen sich ganz wie bei den Rhizoiden zu (Abb. 1, vgl. dazu auch Abb. 3); die Zellen verlängern sich und werden arm an Chlorophyllkörnern, die sich stark verkleinern. Ja, viele der weiterhin entstehenden Querwände stellen sich mehr oder minder schräg. Kurz, irgendwelche Unterschiede mit den echten Rhizoiden gibt es bald nicht mehr. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß die eigentlichen Rhizoide um so länger werden, je ärmer der Agar an Nährsalzen ist (vgl. dazu auch Gurlitt 1918, S. 282 ff., 338; Patschovsky 1928, S. 115, 117). Nährsalzmangel scheint also überhaupt die Ausbildung der Rhizoide zu begünstigen. Daß die durch Umbildung der Chloronemen zu Rhizoiden gewordenen Chloronemen auch positiv geotropisch sind, zeigte sich besonders bei seitlicher Beleuchtung der Keimschälchen, etwa mit künstlichem Dauerlicht (etwa 3000 Lux): Nach mehreren Tagen (von der Aussaat der Sporen ab gerechnet) wurden die Chloronemen zu negativ phototropischen Rhizoiden, die schräg nach abwärts in den 1% Agar eindrangen. Offensichtlich handelt es sich bei der Umwandlung der Chloronemen in Rhizoide nicht nur um eine tropistische Umstimmung eines morphologisch unverändert bleibenden Organs, wie sie dem Pflanzenphysiologen geläufig ist, sondern zugleich um eine morphologische Umbildung, die ohne weiteres ins Auge fällt (Abb. 1), d. h. also um eine echte Umpolarisierung.

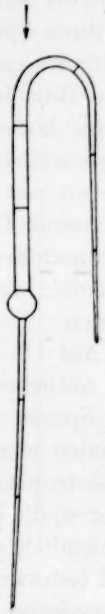

Abb. 1. Keimling von *Funaria hygrometrica* auf 1% Agar in einseitigem Dauerlicht im Sinne des Pfeils gekeimt.

Die Chloronemen werden zu Rhizoiden bevorzugt an den Sporenkeimlingen, die kein Rhizoid getrieben haben, was nicht selten vorkommt. An den Keimlingen, die ein Rhizoid besitzen, wachsen auch die Chloronemen langsamer, als ob zwischen Chloronema- und Rhizoidwachstum eine Korrelation bestünde, und wandeln sich entsprechend auch später, ja zum Teil gar nicht in Rhizoide um. Auch bei anderen Versuchen machte sich diese Korrelation immer wieder bemerkbar.

Die Sporen des *Freiburger* Stamms keimen, wie früher bereits hervorgehoben, auf dem für sie zu saueren, nährsalzfreien Agar nur sehr schlecht und nur in geringer Zahl. Gleichwohl wird mit der Zeit auch hier wenigstens ein Teil der Chloronemen zu typischen Rhizoiden.

Zu einem Versuch (16. 6. 42) bei seitlicher Beleuchtung mit künstlichem Dauerlicht (3000 Lux) wurde ein 1% Agar verwendet, der mit einem Gemisch von Duisdorfer und (sehr alkalischem) Leitungswasser

der städtischen Bonner Wasserleitung bereitet worden war und ein p_H von 7,34 besaß. Das Ergebnis war folgendes: Die meisten Sporen des *Bonner* Stamms keimten mit Chloronema und Rhizoid aus; nur ganz vereinzelte hatten anstatt des Rhizoids ein negatives Chloronema getrieben, das sich bei einem Teil dieser Keimlinge mit der Zeit positiv phototropisch krümmte. Im Laufe von 13 Tagen wurden nur vereinzelte der sehr langen, positiv gegen das Licht gewachsenen Chloronemen an ihren Spitzen in weiten Bögen negativ phototropisch und schwächer grün; sie verjüngten sich auch ein wenig, ohne sich aber völlig in typische Rhizoide zu verwandeln. Mir scheint, daß der Salzgehalt dieses Agars daran schuld ist (vgl. dazu aber die folgenden Versuche mit den *Physcomitrium*-Arten). Fast alle Sporen des *Freiburger* Stammes trieben nur zum Licht hin grüne, unverzweigt bleibende, aber stark wachsende Chloronemen, die sich selbst nach 13 Tagen nicht in Rhizoide umwandelten. Anstatt der fehlenden oder nur sehr kurz bleibenden Rhizoide entstanden wenigstens an einigen Sporen negative Chloronemen.

Auf 1% Agar, der mit H_2O redest. angesetzt worden war, habe ich bei seitlicher Beleuchtung mit Dauerkunstlicht (3500—4000 Lux) auch die Sporen von *Physcomitrium eurystomum* auskeimen lassen. Es entstanden sehr lange negativ phototropische Rhizoide und kürzere positiv phototropische Chloronemen. Diese, wiederum vor allem die an solchen Sporen, die keine Rhizoide getrieben hatten, wurden nach einigen Tagen in ziemlich engen Bögen zu nahezu farblosen negativ phototropischen und (schwach ?) positiv geotropischen Rhizoiden. Ein Teil der negativ gewordenen Chloronemen blieb freilich etwas dicker als die typischen Rhizoide, wenn sie auch ebenso stark wuchsen wie diese und die in dünne Rhizoide umgewandelten Chloronemen.

Bei einem ganz ebenso angesetzten Versuch mit Sporen von *Physcomitrium piriforme* keimten im Laufe von 3—4 Tagen sehr lange, vom Licht weggewendete dünne Rhizoide und gegen das Licht hin Chloronemen aus. Schon 6 Tage nach der Aussaat der Sporen begann sich die Mehrzahl dieser an ihren Enden in weiten Bögen negativ zu krümmen und zu verjüngen. Jedoch verjüngten sich einige dieser Chloronemen, obwohl sie sich mehr oder minder entfärbten, nicht zu typischen Rhizoiden. Ja, hier und da wurden die Spitzen dieser unverjüngten, negativ gekrümmten Fäden aus unersichtlichen Gründen später wieder positiv phototropisch, d. h. sie krümmten sich erneut bogenförmig zum Licht hin. Ein entsprechendes Verhalten werden wir später bei anderen Versuchen wiederfinden.

Auch die Keimlinge von *Catharinaea undulata* habe ich zu solchen Versuchen herangezogen, die, wie bei *Physcomitrium* beschrieben, angesetzt wurden. Leider wuchsen die Keimlinge, die gleich denen von

Funaria und *Physcomitrium* ein Chloronema und ein Rhizoid trieben (vgl. S. 637), vielleicht infolge unvermeidlicher Verpilzung des Agars, recht schlecht. Gleichwohl krümmten sich die positiv phototropischen Chloronemen mit der Zeit an ihren Enden negativ, ohne aber zu ausgesprochenen, sich verjüngenden Rhizoiden zu werden.

B. Polare Umstimmung der Chloronemen in Rhizoide auf alkalischem Nähragar.

Aber nicht nur Nährsalzmangel im Keimbett bewirkt bei *Funaria* und *Physcomitrium* eine Umwandlung der Chloronemen in Rhizoide. Auch bei Anwesenheit genügender Nährsalzmengen kann unter gewissen Umständen der gleiche Erfolg erzielt werden, z. B. wenn man zur Sporenaussaat einen Nähragar verwendet, der die 0,236% *Pringsheim I*-Nährlösung, aber mit K_3PO_4 enthält. Dies zeigt der folgende Versuch vom 6. 6. 42, bei dem die ausgesäten Sporen des *Bonner* Stammes von *Funaria* einseitig am Südostfenster des Laboratoriums mit hellem Tageslicht beleuchtet wurden. Neun Tage nach der Aussaat waren alle Chloronemen und ihre Seitenzweige an den Enden zu typischen negativ phototropischen und positiv geotropischen, sich gleich den Keimlingsrhizoiden stark verlängernden Rhizoiden geworden. Die Keimlinge sahen daher ganz absonderlich aus (Abb. 2). Zwei weitere solche Versuche vom 6. 6. 42 hatten das gleiche Ergebnis.

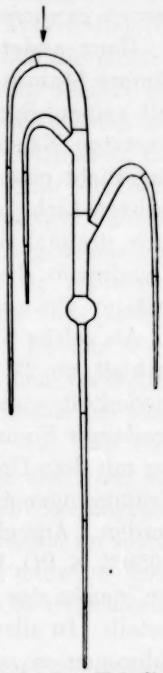

Abb. 2. Keimling von *Funaria hygrometrica* auf 0,2% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar in einseitigem Dauerlicht im Sinne des Pfeils gekeimt.

In einem weiteren Versuch, der auf 0,236% K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar am selben Tage in einer „phototropischen Kammer" bei stark gedämpftem, seitlich einfallendem Tageslicht angesetzt worden war, blieben die stark wachsenden Chloronemen (ohne sich zu verzweigen) dagegen grün und positiv phototropisch, und die Keimlingsrhizoide kurz. Und das gleiche war bei solchen Versuchsbedingungen der Fall nach Aussaat der Sporen des *Bonner* Stammes auf 0,059% K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar, sowie auch auf 0,05% und 0,2% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar.

Daß die Umwandlung der positiven Chloronemen in Rhizoide auf K_3PO_4-haltigem Nähragar ganz im Gegensatz zu ihrem Verhalten auf salzfreiem Agar von einer ausreichenden Helligkeit abhängt, zeigte sehr schön der folgende Versuch, ebenfalls vom 6. 6. 42. Ein Keimschälchen mit 0,236% K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar, auf dem sich bei

heller seitlicher Beleuchtung mit Tageslicht die Chloronemen in typische negative Rhizoide umgewandelt hatten, wurde hierauf in das gedämpfte, einseitig einfallende Tageslicht einer „phototropischen Kammer" gestellt: 6 Tage später waren viele der in Rhizoide umgebildeten Fäden an ihren Enden wieder zu positiv phototropischen, grünen und verdickten Chloronemen geworden (vgl. dazu auch Abschnitt IV).

Ganz anders als in den bisher besprochenen Versuchen mit dem Bonner Stamm verhielt sich der *Freiburger* Stamm, obwohl die Versuche mit seinen Sporen gleichzeitig (6. 6. 42) auf dem ebenso zusammengesetzten Nähragar und an den gleichen Stellen im Laboratorium mit Tageslicht einseitig beleuchtet wurden. Hier wandelten sich, selbst im hellsten Licht, die Chloronemen nicht in Rhizoide um, obwohl der Versuch dreimal angesetzt wurde. Ebensowenig war dies der Fall bei Keimlingen, die in hellem Tageslicht auf Nähragar mit 0,059% K_3PO_4-haltiger *Pringsheim I*-Lösung entstanden waren.

Als solche Versuche mit 0,236% *Pringsheim I*-Nähragar, der K_3PO_4 enthielt, am 27. 6. 42 mehrfach in einseitig einfallendem hellem Tageslicht wiederholt wurden, verhielten sich die Keimlinge des *Bonner* und des *Freiburger* Stammes wieder ganz ebenso, wie es geschildert worden ist, nur mit dem Unterschied, daß einige Chloronemen sich mit knieförmigen Krümmungen transversal zum Licht einstellten, ohne zu Rhizoiden zu werden. Am gleichen Tag wurden auch mehrere Keimschälchen, die 0,059% K_3PO_4-haltigen *Pringsheim I*-Nähragar enthielten, zur Keimung der Sporen des *Bonner* Stammes in einseitigem, hellem Tageslicht aufgestellt. In allen wurden zwar auch die meisten positiv phototropischen Chloronemen negativ phototropisch, blieben trotzdem aber dick und grün, wandelten sich also nicht in typische Rhizoide um, wenn sie auch stark heranwuchsen.

Um so mehr fiel auf, daß bei wiederum mehrfacher Wiederholung der Versuche selbst mit 0,236% K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar in späterer Jahreszeit am 21. 8. 42 bei fast sämtlichen Keimlingen auch des *Bonner* Stammes die Umwandlung der grünen positiv phototropischen Keimfäden in negativ phototropische Chloronemen oder gar in typische Rhizoide, letzteres mit Ausnahme eines Versuchs auf 0,059% Nähragar, aus zunächst unersichtlichen Gründen selbst in hellem, seitlich einfallendem Tageslicht ganz unterblieb, obwohl für den Nähragar die gleichen Stammlösungen wie bisher benutzt und auch die Keimschälchen wieder in gleicher Weise dem einseitig einfallenden hellen Tageslicht ausgesetzt wurden. Und als ich solche Versuche ein Jahr später, am 10. 8. 43 in ganz gleicher Weise wiederholte, krümmten sich die meisten Chloronemen in 5 Keimschälchen zwar in weiten Bögen negativ, ohne sich aber weiterhin in Rhizoide umzuwandeln. Da sich der Gedanke aufdrängte, daß der infolge der Verlängerung der Nächte verringerte

Lichtgenuß gegenüber dem Juni die Umbildung der Chloronemen verhinderte[1], bin ich nunmehr zur seitlichen Beleuchtung der Keimschälchen nur mit künstlichem Dauerlicht übergegangen. In einem solchen Versuch vom 10. 10. 43 auf 0,236% K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar bei etwa 3000—3500 Lux seitlicher Dauerbeleuchtung keimten die Sporen des *Bonner* Stammes schon im Laufe von $1^1/_2$ Tagen. Bereits nach 3 Tagen (von der Aussaat an gerechnet) begannen sich die positiv phototropischen Chloronemen an ihren Enden bogenförmig negativ zu krümmen und sich zu verjüngen. Im Laufe weiterer Tage wurden sie sehr lang, fein zugespitzt, chlorophyllarm, und positiv geotropisch, da sie schräg nach abwärts in den Agar eindrangen. Auch die Rhizoide wurden äußerst lang; sie sahen den zu Rhizoiden gewordenen Chloronemen nun völlig gleich. Auch viele der aus den Bogenscheiteln entspringenden Seitenzweige der Chloronemen wurden zu typischen Rhizoiden; andere dagegen wuchsen als dickere, grüne und positiv phototropische Chloronemafäden weiter. Beachtenswert ist das Verhalten der Keimlinge, die infolge mehr seitlicher Lage in den Versuchsschälchen weniger Kunstlicht empfingen: Bei ihnen verwandelten sich nicht alle positiven Chloronemen in typische Rhizoide; ein Teil von ihnen wurde zwar auch negativ phototropisch, verjüngte sich aber an den Enden nicht. Sehr seltsam war es, daß einige dieser nicht verjüngten, negativ phototropisch gewordenen Chloronemen mit der Zeit an ihren Enden sich in Bögen wieder positiv krümmten! Man ist zur Annahme genötigt, daß im Laufe der Zeit eine Lichtumstimmung in diesen Chloronemen eintritt.

Auch in einem Versuch vom 18. 3. 44 mit 0,4% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar und etwa 5000 Lux seitlicher Dauerbeleuchtung, wobei aber nur wenige der positiven Chloronemen zu übrigens noch nicht ganz typischen Rhizoiden geworden waren, begannen diese sich bald danach an ihren Spitzen wieder positiv zu krümmen.

Ganz anders wie die Keimlinge des Bonner Stammes verhielten sich auch dem Dauerlicht gegenüber wieder die des *Freiburger* Stammes, obwohl die Keimschälchen mit dessen Sporen in ganz gleicher Weise und zu gleicher Zeit unmittelbar neben denen mit den Sporen des Bonner Stammes aufgestellt wurden. Die meisten Chloronemen dieser Keimlinge blieben, ebenso wie alle ihre Seitenzweige, dick, grün und positiv phototropisch; nur ganz wenige wurden negativ, aber nicht zu typischen Rhizoiden. Rhizoide fehlten entweder ganz oder blieben ganz kurze Stummel.

Am gleichen Tag (10. 10. 43) mit einseitig einfallendem *Tages*licht mittlerer Helligkeit beleuchtete 4 Keimschälchen, auf deren 0,236%

[1] Vergleiche dazu jedoch den auf S. 659 ff. mitgeteilten Versuch vom 10. 10. 43, sowie den Versuch vom 27. 3. 44 (S. 660 ff.), beide bei einseitigem, mäßig hellem Tageslicht!

K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar Sporen des *Bonner* Stammes ausgesät worden waren, verhielten sich folgendermaßen: Die gegen das Fenster hin entstandenen Chloronemen wurden zwar im Laufe von Tagen in Bögen negativ phototropisch und chlorophyllärmer; aber nur vereinzelte von ihnen wurden wenigstens in 3 dieser Schälchen zu ausgesprochen verjüngten Rhizoiden. Die Keimlingsrhizoide blieben ganz kurz. In 2 Versuchen vom selben Tage mit dem *Freiburger* Stamm blieben die Chloronemen dagegen positiv phototropisch und ganz unverändert dick und grün.

Die sämtlichen vorstehend besprochenen Versuche mit K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar, sei es, daß sie mit Tageslicht oder mit künstlichem Dauerlicht durchgeführt worden sind, scheinen mir nun recht aufschlußreich. Die Umwandlung der positiv phototropischen Chloronemen in typische Rhizoide ist augenscheinlich stark von der Menge des zugeführten Lichtes abhängig: Nur oberhalb bestimmter Lichtmengen tritt sie ein. Ja, es sieht ganz so aus, als seien 2 Vorgänge bei dieser Umwandlung unterscheidbar, deren Abhängigkeit von den Lichtmengen verschieden ist: nämlich 1. die Umbildung (Umstimmung) des positiven Phototropismus der Chloronemen in negativen (wohl zugleich verbunden mit Umstimmung des negativen Geotropismus in positiven) sowie eine gewisse Verblassung und 2. die Verjüngung der negativ gewordenen Fäden zu typischen Rhizoiden. Und zwar scheint für 2. eine etwas größere Lichtstärke erforderlich zu sein als für den ersteren Vorgang. Das abweichende Verhalten des Freiburger Stammes in *allen* Versuchen (die bei ihm unterbleibende Umwandlung der Chloronemen) ist man versucht, auf eine höhere Lichtbedürftigkeit dieses Stammes zurückzuführen, eine Erklärung, die sich ja schon bei der Kultur dieses Stammes aufdrängte (vgl. S. 640).

Im Grade der Chloronemaumstimmung scheint eine entsprechende Abhängigkeit auch vom Nährsalzgehalt des Agars zu bestehen.

Aber die Umwandlung der Chloronemen in Rhizoide muß auch noch von einem weiteren, in seiner Natur von mir noch nicht erkannten Faktor abhängen. Dies zeigt eine unerklärliche Launenhaftigkeit im Verhalten der Keimlinge, die bei weiterer Fortsetzung der Versuche nun nicht nur mit einseitig einfallendem Tageslicht, sondern auch mit Kunstdauerlicht scharf hervortrat. Es ist nötig, darauf noch kurz einzugehen. Alle diese Versuche wurden bloß mit 0,236% K_3PO_4-haltigen *Pringsheim I*-Nähragaren, für welche die gleichen Stammlösungen wie früher benutzt wurden. aber mit verschiedener Beleuchtung angesetzt. Nur Sporen des *Bonner* Stammes fanden dabei Verwendung.

Versuch vom 27. 3. 44. a) 5 Versuchsschälchen seitlich dauernd mit 4000 bis 5000 Lux beleuchtet: Alle Chloronemen blieben positiv phototropisch. b) 5 Ver-

suchsschälchen seitlich mit mäßig hellem Tageslicht beleuchtet. Nur in 2 Schälchen wurde ein Teil der Chloronemen zu typischen Rhizoiden.

Versuch vom 14. 4. 44. a) 3 Keimschälchen seitlich dauernd mit 3500 bis 4000 Lux beleuchtet. Alle Chloronemen blieben positiv phototropisch. b) 3 Schälchen in einer „phototropischen Kammer" seitlich mit mäßig hellem Tageslicht beleuchtet: Alle zunächst positiv phototropischen Chloronemen stellten sich durch scharfe knieförmige Krümmungen transversal, ohne sich wesentlich zu verjüngen oder gar zu echten Rhizoiden zu werden.

Versuch vom 2. 6. 44. Die Nährlösung wurde vor der Herstellung des Nähragars aufgekocht. a) 2 Schälchen seitlich dauernd mit etwa 4000 Lux beleuchtet. Viele Sporen trieben ein positives Chloronema und ein negativ phototropisches Rhizoid; viele andere an Stelle des letzteren ein negatives Chloronema. Nach Drehung der Schälchen um 90° krümmten sich die sämtlichen Rhizoide in flachen Bögen wieder negativ, sämtliche Chloronemen dagegen knieförmig positiv phototropisch. Eine Umbildung zu Rhizoiden fand nirgendwo statt. b) 2 Schälchen seitlich mit mäßig hellem Tageslicht beleuchtet. In beiden Schälchen wurden die positiv phototropischen Chloronemen und viele ihrer Seitenzweige in Bögen negativ, ja ein großer Teil von ihnen zu typischen Rhizoiden. Viele andere blieben dagegen grün und verjüngten sich spitzenwärts kaum.

Überblickt man alle Versuche mit K_3PO_4-haltigen Nähragaren, so bleibt leider fraglich, ob auch die auffällige Launenhaftigkeit im Verhalten der Keimlingschloronemen etwa auf Beleuchtungsunterschieden beruhen kann. Auch wieweit Temperaturunterschiede von Einfluß sind, müßte weiter untersucht werden, desgleichen ob nach meinen in Abschnitt II besprochenen Messungen der p_H-Werte in den Nähr*lösungen* Schwankungen in den p_H-Werten der für die Versuche benutzten Nähr*agare* in Betracht kommen. Um die letztere Frage zu klären, müßte man den p_H-Wert des Nähragars vor jedem Einzelversuch und nochmals womöglich bei seinem Abschluß messen.

Es ist indes recht beachtlich, daß ich in einigen Versuchen (29. 7. 42, 11. 8. 42) auch mit sauren, KH_2PO_4-haltigen (und zwar 0,01, 0,05, 0,2% *Knop* und 0,012, 0,059, 0,236% *Pringsheim I*) Nähragaren und seitlicher Beleuchtung mit ziemlich hellem Tageslicht jedoch nur an solchen Sporenkeimlingen, die keine Rhizoide, sondern nur positive Chloronemen getrieben hatten, diese etwa 6—8 Tage nach der Keimung an ihren Spitzen statt transversal aus unersichtlichen Gründen geradezu negativ phototropisch werden sah. Es war daher wichtig zu untersuchen, wie sich die Keimlinge auf K_2HPO_4-haltigem Nähragar verhalten würden, dessen p_H-Wert zwischen dem mit KH_2PO_4 und K_3PO_4 liegt.

Versuch vom 12. 6. 43. a—c) 0,236% K_2HPO_4-haltiger *Pringsheim I*-Nähragar. Sporen des *Bonner* Stammes. a) 2 Schälchen seitlich mit ziemlich hellem Tageslicht beleuchtet; 9 Tage nach der Aussaat waren viele der zunächst positiven Chloronemen zu negativen typischen Rhizoiden geworden. b) Schälchen wie bei a) beleuchtet. Ergebnis negativ. c) Völlig negativ war das Ergebnis ferner in einem Schälchen, das am Laboratoriumsfenster seitlich noch heller mit Tageslicht beleuchtet wurde. d) Desgleichen ganz negativ in 2 Schälchen mit 0,059% K_2HPO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar, die wie a) beleuchtet wurden, und e) 2 Schälchen

mit diesem Agar in einer „phototropischen Kammer" seitlich mit mäßig hellem Tageslicht beleuchtet.

Versuch vom 27. 6. 42. 0,236% K_2HPO_4-haltiger *Pringsheim I*-Nähragar. Sporen des *Freiburger* Stammes. a) 2 Schälchen seitlich mit ziemlich hellem Tageslicht beleuchtet. Einige der positiven Chloronemen krümmten sich negativ, wurden aber nicht zu typischen Rhizoiden. b) 2 Schälchen seitlich in „phototropischer Kammer" mit gedämpftem Tageslicht beleuchtet. Die Chloronemen blieben sämtlich positiv phototropisch.

Man sieht, daß selbst auf K_2HPO_4-haltigem Nähragar die Umbildung der Chloronemen in typische Rhizoide erfolgen kann. Aber auch auf solchem Agar verhielten sich die Chloronemen merkwürdig launenhaft.

Ferner habe ich die beiden mir zur Verfügung stehenden *Physcomitrium*arten zu solchen Versuchen teils mit *Knop*-, teils mit *Pringsheim I*-Nähragaren herangezogen.

1. Physcomitrium eurystomum. Versuch vom 24. 8. 44 mit 0,2% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar. a) 3 Keimschälchen dauernd mit 3500—4000 Lux seitlich beleuchtet. Die Mehrzahl der Sporen keimte mit je einem negativen, dünnen und sich nicht verzweigenden Rhizoid und einem positiven Chloronema; zerstreut trieben auch Sporen statt des Rhizoids ein negatives Chloronema. Der Dickenunterschied zwischen den Rhizoiden und den Chloronemen ist recht auffällig. Mit der Zeit krümmten sich die meisten positiven Chloronemen und ein Teil ihrer Seitenzweige in flachen Bögen negativ, sie wurden zu typischen negativ photo- und (schwach?) positiv geotropischen Rhizoiden. Die Umbildung zu Rhizoiden zeigten auch die negativen Chloronemen. Wurden die Schälchen um 90° gedreht, so krümmten sich auch diese Rhizoide in flachen Bögen negativ phototropisch. Mit der Zeit verloren sie und die in Rhizoide umgewandelten Chloronemen aber diese Befähigung. Dies beruht wohl auf einer Abstumpfung durch das Licht. b) 2 Schälchen seitlich mit mäßig hellem Tageslicht beleuchtet. Das Wachstum der Keimlinge war schlechter als in a). Trotzdem wurden auch hier viele der positiven Chloronemen in flachen Bögen, sich negativ krümmend, zu typischen positiv geotropischen Rhizoiden.

Versuch vom 10. 10. 44 mit 0,2% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar. Alle Versuchsschälchen wurden seitlich dauernd mit Kunstlicht, aber verschiedener Helligkeit beleuchtet, und zwar a) 2 Schälchen mit 5500—6000 Lux, b) 2 Schälchen mit 3500—4000 Lux und c) 2 Schälchen mit etwa 2000 Lux. Während in c) (also im schwächsten Dauerlicht) fast alle Chloronemen unverändert blieben und positiv zum Licht hin wuchsen, wurden in a) und b) (also in dem stärkeren Licht) wieder mehr oder minder viele derselben zu typischen, sehr dünnen Rhizoiden, jedoch in a) (dem stärksten Licht) viel zahlreichere als in b). Und in b) war die Zahl solcher sich umwandelnder Fäden an den heller beleuchteten Stellen des Agars größer als an den weniger hellen. Auch viele der älteren Seitenäste an den Chloronemen und die an Stelle von Rhizoiden entstandenen negativen Chloronemen wandelten sich in Rhizoide um. Dagegen krümmten sich solche negative Chloronemen in c) (also dem schwächsten Dauerlicht) in engen Bögen positiv phototropisch. Was die Keimlingsrhizoide betrifft, so waren sie im hellsten Licht sehr lang geworden, kürzer in b) und noch kürzer in c). In allen Keimschalen blieben sie aber ganz unverzweigt, oder nur vereinzelt traten merkwürdigerweise an ihnen grüne und positiv phototropische Chloronemafäden als Seitenzweige auf (vgl. dazu Abschnitt IV).

Versuch vom 26. 9. 44 mit 0,2% K_2HPO_4-haltigem *Knop*-Nähragar. Die Nährlösung wurde bei der Herstellung des Nähragars aufgekocht. a) 2 Keim-

schälchen dauernd seitlich mit etwa 4000 Lux beleuchtet. b) 2 Schälchen mit mäßig hellem Tageslicht seitlich beleuchtet. In allen 4 Schälchen wurden die positiven und, soweit vorhanden, auch die negativen Chloronemen zu typischen Rhizoiden.

Es sieht nach allen diesen Versuchen so aus, als ob diese Funariee sich weniger launenhaft als der Bonner Stamm von *Funaria hygrometrica* verhielte. Sehr bemerkenswert ist es aber, daß sogar noch auf dem sauren KH_2PO_4-haltigen *Knop*-Nähragar viele zunächst positiv phototropische Chloronemen wenigstens negativ phototropisch wurden, ohne sich jedoch weiterhin in typische Rhizoide umzuwandeln:

Versuch vom 24. 8. 44 mit 0,2% KH_2PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar. Drei Keimschälchen dauernd seitlich mit 3500—4000 Lux beleuchtet. Die positiven Chloronemen wurden zwar in flachen Bögen negativ photo- und wohl auch schwach positiv geotropisch, sowie fast farblos, aber nicht so dünn wie die typischen Rhizoide. Fast alle ihre Seitenzweige dagegen behielten dauernd den Charakter grüner Chloronemen. In einem der Schälchen, das infolge seiner seitlichen Stellung weniger Licht empfing als die beiden anderen, war die Zahl der umgestimmten Chloronemen am kleinsten.

2. Physcomitrium piriforme. Versuch vom 2. 6. 44 mit 0,236% K_2PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar. Die Nährlösung wurde bei der Herstellung des Nähragars aufgekocht. Drei Schälchen dauernd seitlich mit etwa 4000 Lux beleuchtet. Die Sporen trieben positive Chloronemen und negative Rhizoide oder statt dessen in seltenen Fällen ein negatives Chloronema. Nach Drehung der Schälchen um 90° krümmten sich die positiven und negativen Chloronemen zunächst knieförmig positiv phototropisch. Im Laufe der Zeit wurden aber die längsten positiven Chloronemen mit bogenförmigen Krümmungen negativ phototropisch und blasser grün; sie verjüngten sich auch mehr oder minder, ohne sich aber anscheinend in ganz typische Rhizoide umzuwandeln. Da sie etwas in den Nähragar eindrangen, scheinen sie auch (schwach?) positiv geotropisch geworden zu sein. Die Querwände in diesen negativ phototropisch gewordenen Fäden, die auf den konvexen Seiten ihrer Bögen, also zum Licht hin gerichtet, Seitenzweige in Form grüner und zur Lichtquelle hin wachsender Chloronemafäden bildeten, standen zum Teil schräg. Schließlich wurden aber auch die genannten Seitenzweige durch bogenförmige Krümmungen negativ phototropisch und positiv geotropisch.

Sehr seltsam ist es, daß sich später viele der negativ gewordenen Chloronemen an ihren Enden in weiten Bögen wieder positiv krümmten. Ob sich die Lichtstimmung der Keimlinge mit der Zeit ändert, etwa derart, daß allmählich eine Abstumpfung gegenüber dem Licht eintritt? Diese Frage bedarf dringend der Lösung.

Versuch vom 2. 6. 44 mit Nähragar wie im vorigen Versuch, aber 3 Keimschälchen seitlich mit ziemlich hellem Tageslicht beleuchtet. Die Sporen keimten langsam und schlecht. Im Laufe der Zeit wurden nur ganz wenige der positiven Chloronemen, aber viele ihrer ebenfalls zunächst positiven Seitenzweige mit bogenförmigen Krümmungen zu typischen Rhizoiden.

Versuch vom 24. 6. 44 mit 0,236% K_2HPO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar. Die Nährlösung wurde bei der Herstellung des Agars aufgekocht, 2 Schälchen seitlich mit ziemlich hellem Tageslicht beleuchtet. Viele der positiven Chloronemen krümmten sich mit der Zeit in flachen Bögen negativ, sie wurden auch blasser, blieben aber unverändert dick und an ihren Enden abgerundet.

Das Verhalten der beiden *Physcomitrium*arten, besonders nach dem Ausfall des Versuchs vom 10. 10. 44 mit *Physcomitrium eurystomum*, verstärkt die Annahme, daß die launenhaften Reaktionen der Keimlinge des Bonner Stammes von *Funaria hygrometrica* wenigstens zum Teil doch sehr stark von der verschiedenen Lichthelligkeit in den mit ihnen angestellten Versuchen abhängen. Möglicherweise wirkt ein und dieselbe Lichtintensität je nach den während der Versuche herrschenden Temperaturen verschieden.

Überblickt man alle Versuche, über die in diesem Abschnitt bisher berichtet worden ist, so scheint mir die Folgerung berechtigt, daß sich bei sämtlichen untersuchten Funarieen der Funariaceen die Polarität der positiv phototropischen grünen Chloronemakeimfäden in negativ phototropische und positiv geotropische, fast farblose Rhizoide durch besondere Zusammensetzung des als Keimbett dienenden Agars umkehren läßt. Dies gelingt bei jeder Lichtintensität regelmäßig, wenn man die Sporen auf nährsalzfreien Agar ausgesät hat. Launenhaft (besonders bei *Funaria hygrometrica*) tritt eine solche Umwandlung der Polarität aber auch, jedoch nur in stärkerem Licht, auf reichlich nährsalzhaltigen Nähragaren ein, sofern diese das Phosphat als K_3PO_4 enthalten, also alkalisch sind. Ja, selbst die Alkaleszenz des K_2HPO_4-haltigen Nähragars genügte schon, um bei *Funaria hygrometrica* und *Physcomitrium eurystomum* noch die Umbildung der Chloronemen in typische Rhizoide zu erreichen, während sie auf solchem Agar bei *Physcomitrium piriforme* sowie auf KH_2PO_4-haltigem Nähragar bei *Physcomitrium eurystomum* und gelegentlich beim Bonner Stamm von *Funaria* (vgl. S. 661) höchstens negativ phototropisch wurden.

Ferner zeigte es sich, daß bei *Funaria hygrometrica* durchaus nicht alle Naturrassen in solchen Versuchen übereinstimmend reagieren; man darf sich also nicht darüber wundern, wenn sich die Ergebnisse meiner Versuche nicht mit beliebigen solchen Sippen reproduzieren lassen.

Übereinstimmung herrschte bei allen untersuchten Funarieen, soweit sie positiv reagierten, darin, daß bei solchem Verlauf der Versuche die Chloronemen zwar nicht selten negativ phototropisch und positiv geotropisch wurden, sich aber doch nicht immer zugleich in typische Rhizoide umbildeten. Diese Umwandlung scheint vielmehr in 2 trennbaren Phasen zu erfolgen, die etwas verschieden von den Faktoren der Umwelt abhängig sind. Sehr merkwürdig ist endlich, daß vor allem die Chloronemen, die nur die erste Phase der Polaritätsumkehr durchlaufen haben, bei allen untersuchten Funarieen mit der Zeit von neuem positiv phototropisch werden können. Vermutlich liegt hier eine Umstimmung durch Licht vor, das lange Zeit auf die Keimlinge eingewirkt hat. Alle Rätsel, welche meine Versuche aufgaben, habe ich allerdings noch nicht restlos lösen können. Die Funarieen (und vielleicht auch noch andere

Laubmoose) scheinen mir aber recht dankbare Objekte zu sein, die es erlauben dürften, hier im Laufe der Zeit durch mannigfaltig variierte Außenbedingungen in möglichst eindeutig gestalteten Versuchen volle Klarheit zu gewinnen.

IV. Polare Umwandlung der Keimlingsrhizoide.

Aber die Rhizoide lassen sich auch leicht in dickere, positiv phototropische Chloronemen umbilden. Wenn man die Sporen des *Bonner* Stammes von *Funaria hygrometrica* auf KH_2PO_4-haltigem 0,2% *Knop*- oder 0,236% *Pringsheim I*-Nähragar ausgesät hat, entstehen in hellem oder gedämpftem Tageslicht typische Keimlinge mit einem grünen Chloronema und einem Rhizoid. Nachdem die letzteren eine gewisse Länge erreicht hatten, verdickten sie sich an ihren apikalen Enden, runden sich hier ab und werden dunkelgrün, zugleich krümmen sie sich bogenförmig zum Licht hin, weil ihr negativer Phototropismus sich in positiven umwandelt. Auch die mit der Zeit an diesen Fäden entstehenden Seitenzweige haben durchaus den Charakter positiv phototropischer Chloronemafäden. Auf Nähragar mit zu wenig Nährsalzen (etwa 0,0001% *Knop*) und auf nährsalzfreiem Agar, wodurch die Ausbildung der Rhizoide begünstigt wird, unterblieb diese Umpolarisierung jedoch immer.

Bei den Keimlingen, bei denen an Stelle des Rhizoids ein negatives Chloronema entstanden ist, sieht es manchmal so aus, als ob dieses an seiner Basis dünner wäre als an seinem apikalen Ende, d. h. als ob dort dieses Chloronema infolge einer schon ganz frühzeitig bei der Keimung erfolgten Umbildung des Keimlingsrhizoids entstanden sei.

Da die Umbildung der Rhizoide auch in einseitig einfallendem Dauerlicht (nicht nur bei dem *Bonner*, sondern auch bei dem *Freiburger* Stamm von *Funaria*) eintritt, habe ich diesen Vorgang in Versuchen mit solcher Beleuchtung etwas genauer verfolgt. In einem dieser Versuche (vom 13. 1. 44) wurden Sporen des Bonner Stammes auf 0,4% KH_2PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar in 6 Keimschälchen ausgesät und seitlich mit 3500—4000 Lux dauerbeleuchtet. Sehr viele der Sporen keimten mit einem Chloronema und einem Rhizoid aus. An ziemlich vielen anderen entstand an Stelle des Rhizoids ein zweites, negatives, Chloronema. Wieder an anderen Sporen trat nur dieses negative Chloronema oder nur ein positives solches auf (Abb. 3). Die negativen Chloronemen begannen sich nach einigen Tagen positiv phototropisch zu krümmen, am schnellsten bei den Sporen, an denen sie allein vorhanden waren. Ganz ebenso verhielten sich die meisten Rhizoide, nachdem sie sich allmählich verdickt, an ihren apikalen Enden abgerundet hatten und dunkelgrün geworden waren; sie ließen sich nun von den Chloronemen gar nicht mehr unterscheiden. Nur solche Rhizoide, die kurz blieben,

bewahrten ihren ursprünglichen Charakter. Als Seitenzweige der Chloronemen oder der zu solchen umgewandelten Rhizoiden wurden neue Rhizoide überhaupt nicht gebildet, sondern nur Chloronemen, so daß das Protonema nur noch aus solchen bestand.

Die Umbildung der Rhizoide in Chloronemen mußte sich Schritt für Schritt verfolgen lassen, wenn man die polar differenzierten jungen Keimlinge vor derselben durch Drehung der Keimschälchen um 90° senkrecht zum einfallenden Licht stellte. Dies geschah bei einer Aussaat vom 13. 1. 44 auf 0,4% KH_2PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar mit 4 Keimschälchen, die seitlich dauernd mit 5000—6000 Lux beleuchtet wurden. Es entstanden wieder Keimlinge solcher Art, wie vorher beschrieben; allerdings fehlten vielen Keimlingen die Rhizoide. Nach 48 Std, am 15. 1., wurden die Schälchen um 90° gedreht. Schon nach 24 Std sind die positiven und die negativen Chloronemen in scharfen Knien positiv zum Licht hin gekrümmt (Abb. 3). Die Rhizoide haben sich dagegen in ziemlich flachen Bögen vom Licht weggewendet (Abb. 3). Drei Tage später sind die meisten dieser Rhizoide, nachdem sie sich allmählich verdickt haben und dunkelgrün geworden sind, an ihren apikalen Enden ebenfalls zum Licht hin gekrümmt (Abb. 3, D—F). Die bogenförmige Krümmung der Rhizoide im Gegensatz zu den scharfen knieförmigen Krümmungen der Chloronemen spricht dafür, daß die Umbildung der Rhizoide allmählich eintritt. Die in Chloronemen umgewandelten Rhizoide bilden nun positive Chloronemafäden als Seitenzweige. Übrigens entstanden an manchen Sporen erst nach der rechtwinkeligen Ablenkung der Keimlinge vom Licht die Keimlingsrhizoide, und zwar an der nun vom Licht abgewendeten Seite der Sporen. Auch diese Rhizoide wandelten sich ferner in positiv phototropische Chloronemen um, die sich in Bögen gegen die Lichtquellen hin krümmten (Abb. 3, F).

Als der Versuch in ganz gleicher Weise, jedoch nur bei 4000—5000 Lux seitlicher Dauerbeleuchtung, wiederholt, aber die Keimschälchen noch früher um 90° gedreht wurden, reagierten selbst die allerjüngsten negativ entstandenen Chloronemen meist sofort mit knieförmigen, positiv phototropischen Krümmungen als Beweis dafür, daß sie schon von ihrer Bildung an positiv phototropisch gewesen waren. Wenn sie in den nicht gedrehten Schälchen zunächst längere Zeit gerade und vom Licht weg weiterwachsen, so hat dies also augenscheinlich seinen Grund darin, daß die Lichtstrahlen parallel zu ihnen gerichtet sind und infolgedessen nur sehr schwach tropistisch wirken können. Es gab jedoch unter den negativen Chloronemen auch ganz vereinzelte, die nach der Drehung der Schälchen sich zunächst in flachen Bögen negativ phototropisch krümmten. Ich schließe daraus, daß solche Chloronemen Mittelbildungen zu den Rhizoiden sind.

Sehr auffällig war es in diesen Versuchen, bei denen mit 4000 bis 6000 Lux seitlich dauerbeleuchtet wurde, daß sehr viele Sporen nur Chloronemen, aber keine Keimlingsrhizoide trieben. In zu geringer Beleuchtung scheint mir der Grund hierfür nicht zu liegen. Vielleicht ließe sich hier künstlich die reichere Bildung von Rhizoiden erzwingen? Heitz (1942, S. 25 ff.) hat gefunden, daß durch Zusatz zerriebener

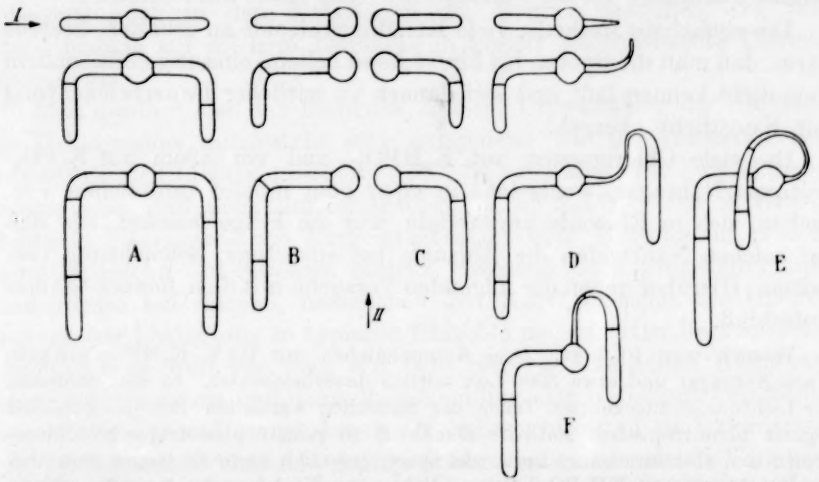

Abb. 3. Keimlinge von *Funaria hygrometrica* auf 0,2% KH_2PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar in einseitigem Dauerlicht bei Lichteinfall im Sinne des Pfeils I gekeimt, alsdann um 90° gedreht, so daß das Licht weiterhin im Sinne des Pfeils II einfiel. A Keimling mit einem positiven und einem vom Licht abgewendeten Chloronemakeimfaden. B Keimling nur mit einem positiven, C nur mit einem vom Licht abgewendeten Chloronema. D Keimling mit einem positiv phototropischen Chloronema und einem negativ phototropischen Rhizoid; Umwandlung des letzteren in ein positiv phototropisches Chloronema. E Desgleichen; jedoch mit einem anderen Typus der positiven phototropischen Krümmung des in ein Chloronema umgewandelten Rhizoids. F Keimling mit positivem Chloronema und erst nachträglich von der zweiten Lichtrichtung abgewendet entstandenem Rhizoid, das sich später ebenfalls in ein positiv phototropisches Chloronema umgebildet hat.

Orchideenpollinien, aber auch von 1—0,01 γ β-Indolylessigsäure im Liter Agar die Rhizoidbildung wesentlich gefördert wird. Das gleiche ist nach eigenen Beobachtungen der Fall bei Zusatz von 0,02% Glukose oder 0,1% zitronensaurem Natrium zum Keimbett. Keines dieser Mittel brachte aber in solchen Versuchen, wie ich sie vorhin beschrieben habe, befriedigende Erfolge. Bei Zusatz von Heteroauxin entstanden zwar ziemlich viele Rhizoide, aber die Keimlinge wurden selbst durch 1 γ Indolylessigsäure im Liter Nähragar auffällig gestört, wie der folgende Versuch zeigt.

Versuch vom 29. 1. 44. Sporen des Bonner Stammes auf 0,2% KH_2PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar ausgesät, dem soviel indolylessigsaures Kalium zugesetzt worden war, daß die Konzentration 1 γ in 1000 entsprach. Seitliche Dauerbeleuchtung mit 4000—5000 Lux. Die Keimlinge wuchsen schlechter als auf dem entsprechenden Nähragar ohne Zusatz des Heteroauxins. Nach Drehung der

Schälchen um 90° krümmten sich auf dem heteroauxinhaltigen Nähragar viele der positiven Chloronemen nicht knieförmig, sondern in flachen Bögen teils positiv, teils aber seltsamerweise auch negativ phototropisch; andere wuchsen rechtwinkelig zum Licht gerade weiter. Und nur vereinzelte der zahlreich entstandenen Rhizoide krümmten sich in Bögen positiv phototropisch. Offensichtlich wird der Phototropismus der Keimfäden durch die Indolylessigsäure stark gestört. Infolgedessen wuchsen sie bei seitlicher Beleuchtung auch nicht so streng parallel miteinander wie auf Nähragar, der solche Säure nicht enthält.

Die einfachste Methode, viele Keimlingsrhizoide zu erhalten, besteht darin, daß man die Sporen bei hinreichend hellem, einseitig einfallendem Tageslicht keimen läßt und erst danach zu seitlicher Dauerbeleuchtung mit Kunstlicht übergeht.

Da viele Chloronemen auf K_2HPO_4- und vor allem auf K_3PO_4-haltigem Nähragar, wenigstens in mehr oder minder zahlreichen Versuchen, sich in Rhizoide umwandeln, war die Frage fesselnd, wie sich auf solchen Nährböden die Rhizoide bei einseitiger Beleuchtung verhalten. Hierüber geben die folgenden Versuche mit dem *Bonner*-Stamm Aufschluß.

Versuch vom 10. 3. 44. Drei Keimschälchen mit 0,4% K_2HPO_4-haltigem *Knop*-Nähragar und etwa 5000 Lux seitlich dauerbeleuchtet. In den vorderen, der Lichtquelle zugekehrten Teilen der Schälchen wandelten sich die zunächst negativ phototropischen *Rhizoide* allmählich in positiv phototropische Chloronemen um, aber anscheinend erst viel später (nämlich wenn sie länger geworden waren) als auf dem KH_2PO_4-haltigen Nähragar. Nachdem die Keimlings*chloronemen* sehr lang geworden waren, wendeten sich viele von ihnen in flachen Bögen von der Lichtquelle weg, d. h. sie wurden negativ phototropisch, ohne sich aber in typische Rhizoide umzubilden.

Versuch vom 24. 6. 44. Zwei Keimschälchen mit 0,236% K_2HPO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar (Nährlösung aufgekocht) und 3500—4000 Lux seitlich dauerbeleuchtet. Die Rhizoide wandelten sich in positiv phototropische Chloronemen um, während die positiven Chloronemen unverändert blieben.

Versuch vom 18. 3. 44. Drei Keimschälchen mit 0,4% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar und etwa 5000 Lux seitlich dauerbeleuchtet. Auch hier wurden viele *Rhizoide* mit der Zeit zu positiv phototropischen Chloronemen. Drei Tage später waren wenige der bereits stark herangewachsenen positiven Keimlings*chloronemen* in flachen Bögen negativ phototropisch geworden. Noch etwas später krümmte sich ein Teil von ihnen an ihren apikalen Enden von neuem positiv phototropisch. Auch auf K_3PO_4-haltigem Nähragar scheinen sich die Rhizoide später als auf KH_2PO_4-haltigem in Chloronemen umzubilden.

Versuch vom 27. 3. 44. a) Fünf Keimschälchen mit 0,236% K_3PO_4-haltigem Nähragar und 4000—5000 Lux seitlich dauerbeleuchtet. Alle Rhizoide wurden zu positiv phototropischen Chloronemen, während die positiven Chloronemen unverändert blieben. b) Fünf Keimschälchen desgleichen, aber mit mäßig hellem Tageslicht seitlich beleuchtet. Nur in einem der Schälchen wurden die Rhizoide zu Chloronemen, und in zwei anderen Schälchen ein Teil der positiven Chloronemen zu negativ phototropischen Rhizoiden.

Versuch vom 14. 4. 44. Drei Keimschälchen wie in den vorausgegangenen Versuchen, jedoch mit 3500—4000 Lux seitlich dauerbeleuchtet. Die Rhizoide bildeten sich zu positiv phototropischen Chloronemen um, während die positiven Chloronemen unverändert blieben.

Auch an den Keimlingen des *Freiburger* Stammes trat auf 0,236% K_3PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar bei seitlicher Dauerbeleuchtung mit etwa 3000 Lux (2 Keimschälchen angesetzt) die Umbildung eines Teils der Rhizoide in positiv phototropische Chloronemen ein, während die positiven Chloronemen sich nicht umwandelten. Selbst in dem gedämpften Tageslicht der „phototropischen Kammer" bildete sich, übrigens auch in den Keimlingen des Bonner Stammes, ein Teil der Rhizoide auf solchem Nähragar in positiv phototropische Chloronemen um.

Man gewinnt also den Eindruck, daß die Umwandlung der Rhizoide in Chloronemen mindestens sehr weitgehend von der Intensität des einstrahlenden Lichtes unabhängig ist. Es kann aber kein Zweifel mehr daran sein, daß auch auf alkalischen, d. h. K_3PO_4- oder K_2HPO_4-haltigen Nähragaren die Umpolarisierung vieler Rhizoide in positiv phototropische Chloronemen eintritt, während doch umgekehrt seltsamerweise auf solchen, namentlich den K_3PO_4-haltigen, die Chloronemen zur Umbildung in typische Rhizoide neigen. Hier liegt also der merkwürdige Fall vor, daß auf dem *gleichen* alkalischen Keimbett, manchmal in einem und demselben Keimling, das Keimlingschloronema in ein Rhizoid und umgekehrt das Keimlingsrhizoid in ein Chloronema verwandelt wird. Vielleicht gelingt es also, auf einem solchen Keimbett die Polarität des ganzen Keimlings einheitlich umzukehren! Leider ist die vollständige Umstimmung der Chloronemen in Rhizoide, die ja, wie früher gezeigt wurde, launenhaft erfolgt, gerade in fast allen vorstehend mitgeteilten Versuchen unterblieben.

Bei den beiden *Physcomitriumarten* gelang mir dagegen ebensowenig wie bei *Catharinaea undulata* die Umbildung der Rhizoide in Chloronemen. Folgende Versuche wurden angesetzt.

Physcomitrium eurystomum.

Versuch 24. 8. 44. Ausgesät wurden Sporen auf 3 Keimschälchen mit 0,2% KH_2PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar. Seitlich dauernd mit 3500—4000 Lux beleuchtet.

Versuch 12. 9. 44. Fünf Keimschälchen mit 0,2% K_3PO_4-haltigem *Knop*-Nähragar. Seitlich dauernd mit 3500—4000 Lux beleuchtet.

Versuch 26. 9. 44. Sechs Keimschälchen mit 0,2% K_2HPO_4-haltigem *Knop*-Nähragar (die Nährlösung wurde bei Herstellung des Nähragars aufgekocht). Seitlich dauernd mit etwa 4000 Lux beleuchtet.

Versuch 10. 10. 44. 0,2% K_3PO_4-haltiger *Knop*-Nähragar. a) 2 Schälchen mit 5500—6000 Lux, b) 2 Schälchen mit 3400—4000 Lux und c) 2 Schälchen mit 2000 Lux seitlich dauerbeleuchtet.

Physcomitrium piriforme.

Versuch 16. 5. 44. 0,236% KH_2PO_4-haltiger *Pringsheim I*-Nähragar. a) Drei Keimschälchen mit 3500—4000 Lux seitlich dauerbeleuchtet. b) 2 Schälchen mit Tageslicht seitlich beleuchtet.

Versuch 2. 6. 44. Drei Keimschälchen auf 0,236% K_2PO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar (die Nährlösung wurde bei Herstellung des Nähragars aufgekocht) mit 3500—4000 Lux seitlich dauerbeleuchtet.

Versuch 24. 6. 44. Drei Keimschälchen auf 0,236% K_2HPO_4-haltigem *Pringsheim I*-Nähragar (die Nährlösung wurde bei Herstellung des Nähragars aufgekocht) mit 3500—4000 Lux seitlich dauerbeleuchtet.

Catharinaea undulata.

Versuch 14. 4. 44. 0,236% K_3PO_4-haltiger *Pringsheim I*-Nähragar. a) Zwei Keimschälchen seitlich mit gedämpftem Tageslicht beleuchtet. b) Zwei Schälchen mit etwa 4000 Lux seitlich dauerbeleuchtet.

Darauf hinzuweisen wäre aber noch, daß hier bei *Catharinaea* in dem künstlichen Dauerlicht die Seitenzweige der Keimlingsrhizoide und vieler Chloronemen negativ phototropische Rhizoide sind. Dagegen sind bei den beiden *Physcomitrien* und bei *Funaria hygrometrica* die sämtlichen Seitenzweige *beider* Keimlingsorgane in solchen Versuchen positiv phototropische Chloronemen.

V. Zusammenfassung und kurze Besprechung der Ergebnisse.

Bei einigen Laubmoosen (vor allem den Funarieen *Funaria hygrometrica* und zwei *Physcomitrium*-Arten) gelang es leicht, an den ausgesprochen bipolar gebauten Sporenkeimlingen die Polarität der Keimorgane: des Chloronemas und des Rhizoids in morphologischer und physiologischer Hinsicht umzukehren.

1. Alle positiv phototropischen *Chloronemen* und ihre Seitenzweige wandeln sich beim *Bonner* Stamm von *Funaria hygrometrica*, bei *Physcomitrium eurystomum* und *Physcomitrium piriforme* in jeder Lichtintensität in ganz typische negativ phototropische und (schwach?) positiv geotropische Rhizoide um, wohl bald nachdem durch die Auskeimung der Sporen auf nährsalzfreiem oder an Nährsalzen sehr armem Agar die Nährsalzreserven der Sporen erschöpft sind. Diese Umbildung scheint schnell zu erfolgen; denn die Chloronemen wachsen in ziemlich engen Bögen negativ vom Licht weg. Beim *Freiburger* Stamm von *Funaria hygrometrica* trat diese Reaktion nur bei zerstreuten Keimlingen, bei *Catharinaea undulata* nur unvollkommen ein. Nährsalzmangel begünstigt überhaupt das Rhizoidwachstum.

Gleichfalls bilden sich die Chloronemen in solcher Weise, wenn vielleicht auch etwas langsamer, auf Nähragar um, der alkalisch reagiert, so vor allem, wenn er das Phosphorsalz anstatt von KH_2PO_4 als K_3PO_4 oder auch als K_2HPO_4 enthält, jedoch nur in höheren Lichtintensitäten. Dies erfolgt besonders willig bei *Physcomitrium eurystomum*, dagegen aus bis jetzt noch nicht erkannten Gründen launenhaft beim Bonner Stamm von *Funaria hygrometrica*, jedoch nicht bei dessen Freiburger Stamm. Nicht selten wurden die positiven Chloronemen auf alkalischen

Nähragaren nur negativ phototropisch (und schwach positiv geotropisch?), ohne sich jedoch in typische Rhizoide umzubilden. Dies war sogar stets der Fall bei *Physcomitrium piriforme*, einmal auch beim Freiburger Stamm von *Funaria* (vgl. S. 662). Ja, bei dem Bonner Stamm von *Funaria* und bei *Physcomitrium eurystomum* trat eine solche Reaktion der positiven Chloronemen sogar noch auf dem sauren KH_2PO_4-haltigen Nähragar, bei *Funaria* allerdings nur in wenigen Versuchen ein.

Die merkwürdige Launenhaftigkeit, die sich namentlich bei *Funaria* unter verschiedenen Versuchsbedingungen immer wieder geltend machte, erschwerte es leider sehr, ganz eindeutige Ergebnisse zu gewinnen, ein Ziel, das bei diesen gerade durch ihre Launenhaftigkeit so fesselnden Versuchsobjekten nur durch eingehende Untersuchungen bei exaktesten Versuchsanordnungen zu erreichen sein dürfte.

2. Die Umpolarisierung der Chloronemen in Rhizoide erfolgt auch sonst oft nur unvollkommen, namentlich unter solchen Außenbedingungen, die dafür nicht ganz auszureichen scheinen, indem die Chloronemen sich zwar negativ photo- und positiv geotropisch krümmen, auch etwas abblassen, aber sich nicht in dem Maße verjüngen und zuspitzen, wie es für die Rhizoide bezeichnend ist. Es sieht also so aus, als ob diese Umbildung in zwei voneinander trennbaren Phasen abliefe.

3. Sehr seltsam ist es, daß solche unvollkommen umpolarisierte, negativ phototropisch gewordene Chloronemen aus bis jetzt unersichtlichen Ursachen (vielleicht infolge einer Umstimmung durch das in unverminderter Stärke einseitig einstrahlende Licht?) mit der Zeit bei allen untersuchten Laubmoosen sich nicht selten von neuem positiv phototropisch krümmen. Dies war z. B. in verhältnismäßig schwachem Dauerkunstlicht der Fall bei *Physcomitrium piriforme* auf K_3PO_4-haltigem Nähragar und auch auf nährsalzfreiem Keimbett, ferner bei *Funaria hygrometrica* ebenfalls auf K_3PO_4-haltigem Nähragar.

4. Andererseits bilden sich die *Rhizoide* von *Funaria hygrometrica* (Bonner und Freiburger Stamm), dagegen nicht bei den beiden *Physcomitrium*-Arten und bei *Catharinaea undulata*, auf Nähragar, der KH_2PO_4 oder seltsamerweise statt dessen K_2HPO_4, ja oft sogar, wenn er K_3PO_4 enthält, in typische grüne, positiv phototropische Chloronemen um. Diese Umwandlung scheint sich allmählich zu vollziehen; denn die Rhizoide wachsen dabei nicht knieförmig, sondern in Bögen zum einseitig einfallenden Licht hin.

Auf ein und demselben alkalischen Nähragar neigen also unter Umständen die Keimlingschloronemen von *Funaria* (Bonner Stamm!) dazu, sich in Rhizoide umzuwandeln, und umgekehrt die Keimlingsrhizoide dazu, zu Chloronemen zu werden. Beide Keimlingsorgane verhalten sich demnach unter den gleichen Außenbedingungen ganz

verschieden. Möglicherweise liegen dem gewisse Unterschiede im Lichttonus beider Organe, in den Rhizoiden etwa eine Abstumpfung gegenüber dem einstrahlenden Licht zugrunde.

In solchen Versuchen, wie unter 4 geschildert, wurden die *Seitenzweige* der Chloronemen und der Rhizoide bei *Catharinaea* sämtlich zu negativ phototropischen Rhizoiden, bei den beiden *Physcomitrium*-Arten und bei *Funaria* jedoch zu positiv phototropischen Chloronemen.

5. Daß phototropische Umstimmungen in den Chloronemen vorkommen, geht aus der Beobachtung hervor, daß auf KH_2PO_4-haltigem Nähragar die nach der Sporenkeimung zunächst positiv phototropischen Keimlingschloronemen sich in hellem, einseitig einfallendem Tageslicht mit der Zeit knieförmig transversal zum Licht einstellen und weiterwachsen, ohne daß dessen Intensität während des Versuchs verändert worden ist.

6. Beachtenswert ist endlich, daß verschiedene Stämme von *Funaria hygrometrica* (so in meinen Versuchen der dazu verwendete Bonner und der Freiburger Stamm) sich gegenüber vielerlei Außeneinflüssen recht verschieden verhalten können. Zum Beispiel ist der *Freiburger* Stamm viel säureempfindlicher und wohl auch lichtbedürftiger als der aus Bonn. Er keimt auch in manchen verwendeten Nähragaren anders als dieser. Vielleicht beruht es auf solchen Eigenheiten der Stämme, daß auch die Umpolarisierungsversuche bei beiden verschieden ausgefallen sind. Es läßt sich danach nicht übersehen, wieweit sich meine Ergebnisse mit beliebigen anderen Stämmen reproduzieren lassen.

Bei manchen (vielleicht sogar vielen?) Laubmoosen scheint es also nach meinen Versuchen recht leicht zu sein, die Polarität ihrer Keimlingsorgane umzukehren. Nach den vorstehend zusammengefaßten Ergebnissen meiner nur orientierenden Versuche versprechen sie daher bei umsichtiger Fortsetzung solcher Untersuchungen wohl noch viele wertvolle Ergebnisse. Dies dürfte auch für den einer eingehenden Erforschung dringend bedürftigen Phototropismus der Chloronemen gelten, der noch manche Rätsel birgt.

Wie die in dieser Arbeit behandelte Umpolarisierung in den Chloronemen und in den Rhizoiden vor sich geht, ob dabei etwa eine Umlagerung der Protoplasten oder anderer Inhaltsstoffe in den betroffenen Zellen eintritt, darüber liefern meine Beobachtungen noch keine Einsichten, für eine solche Umlagerung aber jedenfalls keine Anhaltspunkte. Ebensowenig vermag man zu sagen, ob nur die jeweilige Endzelle des sich umwandelnden mehrzelligen Organs die Umpolarisierung erfährt oder auch die subapikalen Zellen, die sich aber am Wachstum und an den tropistischen Krümmungen der Keimlingsorgane nicht beteiligen. Jedenfalls muß man aus dem Verhalten der Mooskeimlinge schließen,

daß die Polarität in diesen Organen, mindestens in ihren Spitzenzellen, offenbar noch recht labil ist.

Auch in dem älteren Protonema, das nicht mehr so streng bipolar gebaut zu sein scheint wie die Keimlinge, dürften die Chloronemafäden und die Rhizoide morphologisch und physiologisch noch mehr oder minder polar gebaut sein. Freilich müßten die *physiologischen* Eigenschaften dieser Organe erst studiert werden, um ein einigermaßen sicheres Urteil darüber fällen zu können. Müller-Thurgau (1874), Goebel (1930, S. 929 ff.), Paul (1903) und am eingehendsten Correns (1899, S. 342 ff.) haben hervorgehoben, daß es morphologisch alle Übergänge zwischen den grünen Chloronemafäden und den Rhizoiden der herangewachsenen Protonemen gibt, daß beide Gebilde also miteinander nahe verwandt sind. Beide lassen sich denn auch ineinander überführen, wie schon Müller-Thurgau (1874) und nach ihm Correns (1899, S. 415) beobachtet haben, wenn darüber und über die dabei wirksamen Bedingungen auch noch keine eingehenderen Untersuchungen vorliegen. Solche wären sehr erwünscht und könnten wohl ohne größere Schwierigkeiten durchgeführt werden. Sehr bemerkenswert scheint mir die von Correns (1899, S. 415 und Abb. 186) mitgeteilte Beobachtung, daß von Moosstämmchen abgeschnittene Rhizoide von *Eurrhynchium striatum* sich an ihren apikalen Enden plötzlich und unvermittelt in grüne Chloronemen umwandeln, was auf eine Umpolarisierung hindeutet. Daß diese Reaktion an eine Unterbrechung der normalen Korrelationen zwischen dem Moospflänzchen und dem Rhizoid gebunden ist, was schon Correns angedeutet hat, dafür haben Goebel (1930, S. 929 ff.) und Westerdijk (1907) Beweise beigebracht. Einen Hinweis darauf, daß an den Umpolarisierungsvorgängen Korrelationen beteiligt sind, fand ich auch schon an den Keimlingen von *Funaria hygrometrica*: Auf nährsalzfreien und auf nährsalzhaltigen Agaren wandelten sich die Chloronemen in negativ phototropische Keimfäden oder Rhizoide vorzugsweise und am schnellsten an den Keimlingen um, die kein Keimrhizoid getrieben hatten.

Auch ein *Ersatz* der Rhizoide durch chloronemaähnliche Gebilde ist in Laubmoosprotonemen beobachtet worden. So hat Pringsheim (1921, S. 507) am älteren Protonema von *Leptobryum pyriforme* „in sämtlichen alkalischen Lösungen" anstatt brauner Rhizoide Büsche von dünnen chloronemaähnlichen Fäden gefunden, die nur „von geringerem Durchmesser und Chlorophyllgehalt waren". Ihre physiologischen Eigenschaften wurden leider von ihm nicht ermittelt.

Ebenso wie frühere Forscher, vor allem wie Schoene (1906, S. 287 und 291), habe ich bei meinen Keimungsversuchen immer wieder gefunden, daß selbst die Sporen aus einem und demselben Sporogon auf dem Nähragar des gleichen Keimschälchens aus unersichtlichen Gründen ganz verschieden auskeimen. Aber auch faßbare Faktoren der Außenwelt

beeinflussen, jedoch bei den geprüften Naturrassen z. B. von *Funaria* in verschiedener Weise, die Keimungsart der Sporen. Dies gilt nicht nur für die Intensität des einstrahlenden Lichts und für den Säuregrad des verwendeten Nähragars, sondern auch für verschiedene, dem Agar zugesetzte chemische Verbindungen, vielleicht auch für die Konzentration und die Zusammensetzung der gebotenen Nährlösungen. Im Laufe meiner Untersuchungen konnte ich in solcher Hinsicht mannigfaltige Erfahrungen sammeln, über die ich indes in der vorstehenden Arbeit nichts berichtet habe.

Für die auffallenden Unterschiede, die in der Keimungsart der Sporen auf ein und demselben Keimbett vorkommen, muß man vielleicht auch genetische Verschiedenheiten zwischen den Sporen in Betracht ziehen. Denn zwischen den gewiß sehr zahlreichen, genetisch voneinander mehr oder minder abweichenden Naturrassen von *Funaria hygrometrica* dürften Bastarde häufig sein. Es wird sich also künftig empfehlen, bei allen Keimungsversuchen von Einsporkulturen auszugehen, um feststellen zu können, ob alsdann das genetisch gleichartige Sporenmaterial einheitlicher keimt.

Literatur.

BECQUEREL, P.: Germination des spores d'*Atrichum undulatum* et d'*Hypnum velutinum*. Rev. gén. Bot. **18**, 49 (1906). — BERTHOLD, G.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jb. Bot. **13**, 569 (1882). — CORRENS, C.: Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899. — CZAJA, A. TH.: Zellphysiologische Untersuchungen an *Cladophora glomerata*. Isolierung, Regeneration und Polarität. Protoplasma **11**, 601 (1900). — GOEBEL, K.: Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora **72**, 1 (1889). — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908. — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Bd. I. 1928. Bd. II. 1930. — GÜMBEL, W. TH.: Der Vorkeim. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Moospflanze. Verh. Leopold. Karol. Akad. **16**, 575 (1854). — GURLITT, LUDWIGA: Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen. Beih. Bot. Zbl. **35 I**, 279 (1918). — HEDWIG, JOH.: Fundamentum historiae natur. Muscorum frondosorum. Bd. II. Leipzig 1782. — HEITZ, E.: Die Polarität keimender Moossporen. Verh. schweiz. naturforsch. Ges. **1940**, 168. — Die keimende *Funaria*-Spore als physiologisches Versuchsobjekt. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 17 (1942). — JANZEN, P.: *Funaria hygrometrica*. Schr. naturforsch. Ges. Danzig, N. F. **12**, 1 (1909). — Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur, 35. Bericht westpreuß. botan.-zoolog. Vereins Danzig, S. 1. 1913. — KORDATZKI, W.: Taschenbuch der praktischen p_H-Messung usw., 3. Aufl. München 1938. — LISTOWSKI, A.: Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Keimung der Sporen und Entwicklung der Protonemen einiger Moose. Bull. Acad. polonaise sci. et lettres. Cl. sci. math. et nat. B, **1927**, 631 (1927). — LORCH, W.: Anatomie der Laubmoose. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VII/1. Berlin 1931. — LUERSSEN, CHR.: Grundzüge der Botanik, 5. Aufl. Leipzig 1893. — MÜLLER-THURGAU, HERM.: Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arb. bot. Inst. Würzbg **1**, 475 (1874). — NOLL, FR.: Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb.

bot. Inst. Würzbg **3**, 466 (1888). — Über die Umkehrungsversuche mit *Bryopsis*, nebst Bemerkungen über ihren zelligen Aufbau (Energiden). Ber. dtsch. bot. Ges. **18**, 444 (1900). — PATSCHOVSKY, N.: Der Einfluß der Ernährung auf die Formbildung und den Entwicklungsrhythmus von *Funaria hygrometrica* (L.) SIBTH. Z. indukt. Abstamm.lehre **46**, 112 (1928). — PAUL, H.: Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Englers Jb. System. u. Pflanz.geogr. **32**, 231 (1903). PRINGSHEIM, E. G.: Physiologische Studien an Moosen I. Jb. Bot. **60**, 499 (1921). PRINGSHEIM, E. G., u. O. PRINGSHEIM: Physiologische Studien an Moosen. 3. Die Züchtung von Laubmoosprotonemen im Dunkeln. Jb. Bot. **82**, 311 (1936). — RACIBORSKI, M.: Über Schrittwachstum der Zelle. Bull. Acad. Sci. Cracovic. Cl. math. et nat. **1907**, 898. — SCHOENE, K.: Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Flora (Jena) **96**, 276 (1906). — STAHL, E.: *Oedocladium protonema*, eine neue Oedogoniaceengattung. Jb. Bot. **23**, 339 (1892). — STEINECKE, FR.: Zur Polarität von *Bryopsis*. Bot. Archiv **12**, 97 (1925). — TOTTINGHAM: A quantitative chemical and physiological study of nutrient solutions for plant cultures. Physiol. Res. **1914**. — TREBOUX, O.: Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Ber. dtsch. bot. Ges. **23**, 397 (1905). — TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1/3. Berlin 1941/42. — VERDOORN, FR.: Manual of bryology. Hague 1932. — WESTERDIJK, JOH.: Zur Regeneration der Laubmoose. Rec. Trav. bot. Néerl. **3** (1907). — WETTSTEIN, FR. v.: Über einige Beobachtungen und experimentelle Befunde bei Laubmoosen. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 394 (1942). — WINKLER, HANS: Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei *Bryopsis*. Jb. Bot. **35**, 449 (1900). — WULFF, E.: Über Heteromorphose bei *Dascycladus clavaeformis* Ber. dtsch. bot. Ges. **28**, 264 (1910). — ZEDERBAUER, E.: Beobachtung der Keimung bei einigen Laubmoosen. Österr. bot. Z. **52**, 84 (1902).

Prof. D.r HANS FITTING, Bonn, Am Berghang 6.

Planta, Bd. 37, S. 676—696 (1950).

WEITERE BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE INDUKTION DER DORSIVENTRALITÄT IN DEN BLATTARTIGEN ZWEIGSYSTEMEN VON CUPRESSACEEN.

Von

HANS FITTING.

(Eingegangen am 17. Juni 1949.)

Bei einigen Cupressaceen (z. B. *Thuja occidentalis* und noch ausgesprochener *Thujopsis dolabrata*) wird bekanntlich der anatomische Bau ihrer abgeflachten, mehr oder minder blattähnlichen Zweigsysteme durch einseitige Beleuchtung auffällig beeinflußt. Diese Tatsache ist entwicklungsphysiologisch so ungewöhnlich, daß es sich zu verlohnen schien, weiter nachzuforschen, wie weit ein solcher Lichteinfluß bei den übrigen Cupressaceen mit blattähnlichen Zweigen, nämlich vor allem in den artenreichen Gattungen *Libocedrus*, *Thuja* (unter Einschluß von *Biota*) und *Chamaecyparis* sowie nach PILGER (1926, S. 390 ff.) wohl auch bei der chinesischen Gattung *Fokienia* nachweisbar ist. Die Mitteilungen darüber in der Literatur sind ungenügend, wenig klar und daher auch noch nicht befriedigend, zumal noch fast überall exakte Versuche fehlen. Vielleicht gelänge es auch, bei einer Bearbeitung jener Frage Arten aufzufinden, die sich für solche Versuche ebensogut oder sogar noch besser eignen, als dies bei *Thujopsis* der Fall war (FITTING, 1942), ja mit denen sich bei dieser Cupressacee leider noch ungelöst gebliebene Probleme weiter fördern ließen. Bei meiner früheren Besprechung der Versuche, die ich mit Blattstecklingen von *Thujopsis* angestellt hatte, habe ich in einer Anmerkung (S. 457 ff.) darauf hingewiesen, nach einigen Angaben in der Literatur sei mit der Möglichkeit zu rechnen, „daß es Cupressaceen [scil. mit mehr oder minder blattähnlichen Zweigsystemen] gibt, die sich anders als *Thujopsis* (und wohl auch *Thuja occidentalis*) verhalten. Dies ist mir allerdings recht unwahrscheinlich. Hier hätten jedenfalls weitere Untersuchungen vor allem anzuknüpfen."

In erster Linie eine kurze briefliche Mitteilung (vom 6. 12. 42) des Herrn Studienrat Dr. H. KUGLER in Schweinfurt über Beobachtungen an *Libocedrus decurrens*, die er glaubt, anders deuten zu müssen als bei *Thuja occidentalis* und *Thujopsis dolabrata*, hat mir den Anstoß dazu gegeben, mich mit einer Anzahl weiterer, mir im Bonner Botanischen Garten lebend zugänglicher Cupressaceen in der erwähnten Richtung zu beschäftigen. Der bemerkenswerte Hinweis in der Literatur, von einer ausgesprochen blattähnlichen Ausbildung der abgeflachten Zweigsysteme kämen bei den Cupressaceen Abstufungen bis zum völligen

Mangel einer solchen vor, schien die Möglichkeit zu einer Lösung der Frage zu bieten, ob alle diese Formen anatomisch in *gleicher* Weise durch die einseitige Einwirkung von Außenfaktoren, wenn auch ganz verschieden stark, formativ beeinflußt werden, oder ob es auch Arten gibt, für die dies anders ist.

I. Libocedrus.

Ich beginne mit *Libocedrus*, wovon ich 2 anatomisch bemerkenswert verschiedene Arten untersuchen konnte: *L. macrolepis* (Kurz) Benth. aus dem Kalthaus und *L. decurrens* Torrey aus dem Freiland des Gartens.

1. L. macrolepis. Diese Art stellt Pilger (1926, S. 389) in der Untergattung *Heyderia* zu den *Libocedrus*-Arten, bei denen „die Oberseite und Unterseite der abgeflachten Zweiglein" verschieden sind. Tatsächlich ist die morphologische Verschiedenheit beider Zweigseiten sogar etwa so groß und entsprechend, wenn auch weniger sinnfällig so ausgebildet wie bei *Thujopsis dolabrata*: Die beleuchtete Hälfte der *abgeflachten* Zweige ist dunkelgrün, die beschattete wohl infolge von schwacher Wachsausscheidung graugrün. Die nach oben schwach konvex gekrümmten Flankenblätter sind kahnartig und reitend, gegen ihre Spitzen hin nahezu unifazial, während die rein bifazialen Rücken- und Bauchblätter bis auf ihre Spitzen den Sproßachsen angewachsen sind.

Die *beleuchteten* Außen-(d. h. morphologischen *Unter*-)seiten *aller* Blätter *dieser* Zweige besitzen unter einer spaltenfreien Epidermis hypodermale Sklerenchymfasern und daran anschließend 1—2 Schichten sehr ausgeprägter Palisadenzellen bis in die freien Enden der Marginalblätter, nicht soweit spitzenwärts dagegen bis in die nur sehr kurzen freien Enden der Rückenblätter. Da, wo an den Marginalblättern die beleuchteten morphologischen Unterseiten an die morphologischen Oberseiten angrenzen, verlaufen die Palisaden in nach außen konkaven Bögen von der Unterseite bis zur Oberseite, während Palisadenzellen sonst in ihren morphologischen Oberseiten fehlen. In den breiten und flachen Rückenblättern dieser Zweige reicht das Palisadengewebe in den Spitzenteilen, die als Schüppchen frei sind, ebenfalls von der morphologischen Blattunterseite bis zur morphologischen Blattoberseite, so daß hier überall abgesehen von den äußersten Blattspitzen in ihrer Oberseite Palisaden sich da befinden, wo keine Spaltöffnungen in ihrer Epidermis liegen (vgl. dazu weiter unten).

Die *beschatteten* Außen-(morphologischen *Unter*-)seiten *aller* Blätter sind dagegen sehr reich an Spaltöffnungen, unter denen lockeres Schwammparenchym ausgebildet ist. Und zwar trägt das Bauchblatt auf seiner beschatteten Außen-(Unter-)seite 2 an Stomata reiche seitliche Felder, die durch einen spaltöffnungsfreien Mittelstreifen voneinander getrennt sind; in diesem Streifen liegt unter den subepidermalen

Sklerenchymfasern Mesophyllparenchym, das aus ziemlich isodiametrischen Zellen besteht. Stomata finden sich auf den Außen-(Unter-)seiten der Bauchblätter auch dort reichlich, wo diese von den Rändern der reitenden Flankenblätter bedeckt sind, während sie an den entsprechenden Stellen der beleuchteten Rückenblätter ganz fehlen. Die beschatteten Außen-(Unter-)seitenhälften der scharf gekielten *Flanken*blätter besitzen dagegen nur *ein* solches breites Feld mit Spaltöffnungen; es wird von einem spaltenfreien Rahmen umsäumt.

Was die morphologischen *Ober*seiten der Blätter anbelangt, so führen die bifazialen *Flächen*blätter über Schwammparenchym zahlreiche Stomata in 2 Feldern, die gegen die Blattspitzen zusammenlaufen. Hier kommen Spaltöffnungen noch fast bis in die äußersten Blattspitzen vor, so daß die Spaltöffnungsfelder zusammen ein $\wedge$ bilden, dessen Schenkel sich basalwärts verbreitern. Auch die morphologischen Oberseiten der kahnförmigen Marginalblätter tragen reichlich Spaltöffnungen.

Besonders eindrucksvoll erkennt man auf Flächenschnitten durch die Zweigober- und -unterseiten, die man mit Chloralhydrat aufgehellt hat, daß die Spaltöffnungen den *beleuchteten* Blattaußen-(unter-)seiten völlig fehlen, während sie auf den *beschatteten* Außen-(Unter-)seiten sehr dicht stehen und sehr zahlreich sind.

Mit ihren Flächen streng senkrecht gestellte (orthotrope) und infolgedessen bilateral symmetrische, abgeflachte Zweigsysteme habe ich bei *L. macrolepis* bisher nicht gefunden. Jedoch habe ich von steil aufwärts wachsenden anisophyllen Zweigen die oberen Enden untersucht, die mit sehr langen „Internodien" stark weiterwachsen und nahezu isophyll sind. Querschnitte durch die fast gleichgestalteten Blätter dieser Zweigspitzen zeigen: Die „Marginalblätter" enthalten, soweit sie frei sind, Palisaden in ihren morphologischen *Ober*seiten, nur andeutungsweise dagegen in den etwas heller beleuchteten Hälften ihrer morphologischen *Unter*seiten. An den Kanten dieser Blätter, wo die Unterseite an die Oberseite stößt, verlaufen die Palisaden wieder in nach außen konkaven Bögen von der morphologischen Oberseite gegen die Unterseite. Auch die „Flächenblätter" zeigen oberseits angedeutet Palisaden, die Rückenblätter auch wieder durchgehend bis zur morphologischen Unterseite.

2. L. decurrens. Bemerkenswerte Unterschiede mit *L. macrolepis* im anatomischen Bau der abgeflachten Zweige findet man bei *L. decurrens.* PILGER (1926, S. 389) stellt sie auch in die Untergattung *Heyderia*, sagt aber „Oberseite und Unterseite der Zweiglein nicht verschieden". In anatomischer Hinsicht ist dies jedoch nach KUGLER (1928, S. 119) nur bedingt richtig. Zwar hebt er, wie schon viel früher KLEMM (1886, S. 504), hervor, die Zweigsysteme seien bei dieser Art mit ihren

abgeflachten Seiten senkrecht gestellt und sie seien „dementsprechend auf der ganzen Außenseite ihrer Blätter" mit „palissadenförmigem Assimilationsparenchym" ausgestattet. Bei einseitiger Beleuchtung der Sprosse bildeten sich jedoch „nur auf der Lichtseite Palissaden aus". Über die Verteilung der Spaltöffnungen äußert sich KUGLER aber dort nicht. Er scheint auf Grund der Untersuchung nur von Zweigquerschnitten anzunehmen, daß ihre Zahl auf beiden Zweigseiten unter allen Umständen, also auch bei Entwicklung der Zweige in einseitig einfallendem Licht gleich sei. Wenigstens schrieb er mir brieflich am 6. 12. 42, sie blieben davon „vollständig unberührt." KLEMM (1886, S. 530) begnügt sich mit dem Hinweis, daß auch auf den beleuchteten Zweigoberseiten Stomata vorkommen.

Nach meinen Beobachtungen tragen die Blätter der orthotropen *isophyllen* Zweige von *L. decurrens* wie die steil aufwärts wachsenden Zweigsysteme von *L. macrolepis* Stomata auf den morphologischen *Ober*seiten und zwar gleichfalls in zwei von einem ziemlich breiten Mittelstreifen getrennten, nach den Blattspitzen konvergierenden und hier zusammentreffenden Streifen, im ganzen also auch in ∧ förmiger Anordnung. Auf den morphologischen *Unter*seiten dieser Blätter findet man Spaltöffnungen nur ganz an den Seiten der Blattbasen. Querschnitte durch die freien Spitzenteile der Blätter zeigen, daß an deren morphologischen Oberseiten ausgesprochen langgestreckte, schlauchförmige Zellen in mehreren Schichten übereinander vorhanden sind. An der Basis der Blätter wird dieses Palisadengewebe durch isodiametrische, grüne Parenchymzellen ersetzt. Die oberseitige Epidermis hat dünnere Außenwände als unterseits, und unter ihr liegt kein Sklerenchym. Die unterseitige Epidermis trägt eine viel dickere Kutikula; subepidermal liegen hier 1—2 Schichten Sklerenchymfasern und isodiametrische, grüne Mesophyllzellen, also *keine* Palisaden. Auch die langen, stengelähnlichen Blattpolster der isophyllen Zweige führen in ihren Außenseiten (die den morphologischen Unterseiten der Blätter entsprechen) unter der Epidermis und dem hypodermalen Sklerenchym *keine* Palisaden, sondern isodiametrische Assimilationszellen.

Die *abgeflachten* Zweigsysteme stehen nach meinen Beobachtungen an zwei im Bonner Garten wachsenden Bäumen dieser Art mit ihren Flächen durchaus nicht immer senkrecht; die allermeisten sind vielmehr mit ihren Flächen zum Horizont schräg oder gar parallel gerichtet. Dementsprechend sehen sie bei makroskopischer Betrachtung auf beiden Seiten durchaus nicht ganz gleich aus: Oberseits sind sie ziemlich glänzend grün, wenn hier auch die Außen-(Unter-)seiten ihrer Rückenblätter seitlich ihrer breiten „Mittelrippe" einen ganz schmalen, graugrünen Wachsstreifen, und die beleuchteten Außen-(Unter-)seitenhälften der Marginalblätter ebenfalls einen schmalen, geschwungenen

solchen Streifen tragen. Unterseits sind diese Zweige heller und mattgrün, die graugrünen Wachsstreifen ausgeprägter und breiter. Querschnitte durch solche abgeflachte Zweige lehren, daß auf deren *beleuchteten* Seiten in den Blättern, also auf deren morphologischen Ventralseiten, wo in ihnen die Spaltöffnungen fehlen, außer hypodermalem Sklerenchym Palisadengewebe vorhanden ist, wie früher schon z. B. KUGLER angegeben hat, während solches auf den *beschatteten* Seiten hier auch außerhalb der Spaltenfelder fehlt oder nur undeutlich ausgebildet ist. Spaltöffnungen kommen in den abgeflachten Zweigen von *L. decurrens* im Gegensatz zu *L. macrolepis* auf *beiden* Seiten, also auf den beleuchteten wie den beschatteten vor, und zwar an ungefähr den gleichen Stellen ober- und unterseits. Hierin stimme ich z. B. mit KUGLER überein.

Aber allein Querschnitte durch die Zweige vermögen ein klares Bild von deren zahlenmäßiger Verteilung *nicht* zu geben. Dazu braucht man vielmehr unbedingt Flächenschnitte von beiden Zweigseiten. Noch besser untersucht man von beiden Seiten ganze Zweigstückchen, die man zunächst mit heißem 80% Alkohol abgetötet und entfärbt, darauf mit kochendem Chloralhydrat aufgehellt hat[1]. An solchen Präparaten zeigt sich vor allem bei mehr oder minder horizontal ausgebreiteten flachen Zweigsystemen von der Südseite der Bäume auch in der Verteilung der Spaltöffnungen die dorsiventrale Ausbildung ganz ausgesprochen: An den *Marginal*blättern sieht man alsdann auf den beschatteten Hälften ihrer morphologischen Unterseiten sehr zahlreiche Stomata in mehreren Reihen von der Basis bis nahe den Blattspitzen, in den mittleren Teilen dieser Blätter übrigens etwas weniger als an ihren unteren und oberen Enden, während ein der „Mittelrippe" entsprechender Randrahmen frei von Spalten ist. Dagegen tragen die nach oben gerichteten, also beleuchteten Hälften der morphologischen Blattunterseiten nur ganz spärlich, ja in ihren mittleren und oberen Teilen meist überhaupt keine Spaltöffnungen; auch an den Blattspitzen treten solche hier höchstens in sehr geringer Zahl auf. Bloß an den Blattbasen sind sie zahlreicher, fast ebenso zahlreich wie hier auf den Zweigunterseiten. Was die *Flächen*blätter betrifft, so findet man zwar auf den *beleuchteten* (Unter-)Seiten der Rückenblätter seitlich der breiten, spaltenfreien Mittelstreifen an den spatelförmig verbreiterten distalen Enden ziemlich viele Stomata, aber an den gleichen *beschatteten* Stellen der Bauchblätter sehr viel mehr; auch ist der Mittelstreifen bei diesen Blättern weit schmaler. Spaltöffnungen kommen auf den Außen-(Unter-)seiten der Rücken- und Bauchblätter auch an ihren äußersten

[1] An Blattquerschnitten, die man mit Chloralhydrat aufgehellt hat, sieht man übrigens, daß in die Zellwände der grünen Mesophyllzellen, sogar ziemlich große, Kristalle wohl von Kalziumoxalat eingeschlossen sind.

Randsäumen da vor, wo diese von den kahnförmigen Marginalblättern dauernd gedeckt bleiben. Jedoch sind hier auf den *beschatteten* Außen-(Unter-)seiten der Bauchblätter an deren distalen Enden wieder viel mehr vorhanden als hier auf den *beleuchteten* Außenseiten der Rückenblätter, wenn auch der Mengenunterschied an diesen Stellen längst nicht so ausgesprochen ist wie auf den Marginalblättern. Was die morphologischen *Ober*seiten anlangt, so sind sie bei allen Blättern reich an Spaltöffnungen, und zwar in ähnlicher Verteilung wie bei *L. macrolepis*.

Eine weitere wichtige Frage ist natürlich die, wie die *abgeflachten* Zweigsysteme von *L. decurrens* bei völlig *gleicher* Beleuchtung der beiden Zweigseiten ausgebildet werden, also etwa dann, wenn sie bei senkrechter Stellung ihrer Flächen auf keiner Seite beschattet sich entwickelt haben. KUGLER (1928, S. 119) hebt hervor, sie besäßen alsdann [ebenso wie *Thuja* (*Biota*) *orientalis* und „*Thuja filiformis*", übrigens nur eine Form von *Th. (Biota) orientalis*] auf allen Außen-(Unter-)seiten ihrer sämtlichen Blätter „palissadenförmiges Assimilationsparenchym" (vgl. dazu auch KLEMM 1886, S. 504 u. 513). Dies kann ich bestätigen. Er rechnet sie daher zu den „invers dorsiventralen Schuppenblättern", wie sie ausgesprochen bekanntlich bei manchen anderen Cupressaceen, z. B. verschiedenen Arten der Gattung *Juniperus* (KUGLER 1928, S. 117), neben Arten mit ebenfalls invers dorsiventralen Nadelblättern (z. B. KUGLER 1928, S. 109) vorkommen, die die Stomata nur auf ihren Oberseiten tragen (PILGER 1926, S. 362).

Anisophylle Zweigsysteme zu finden, deren Flächen leidlich senkrecht gestellt und beiderseits ziemlich gleich beleuchtet sind, fällt übrigens schwer. Immerhin habe ich wenigstens einige sammeln können. An einem solchen Zweiglein waren die Spaltöffnungen nicht auf beiden Seiten ganz gleich verteilt: oberseits nur etwa halb so viele vorhanden wie unterseits. Vielleicht war der Zweig während seiner Entwicklung ungleich beleuchtet gewesen. Etwas gleichmäßiger war die Spaltöffnungsverteilung an einem anderen solchen Zweig. Auf Querschnitten durch derartige Sproßsysteme fand ich ziemlich ausgesprochenes Palisadengewebe in *einer* Schicht in sämtlichen morphologischen Unterseiten der Blätter, und zwar auffälliger bei den Rand- als bei den Flächenblättern. An letzteren sind in dieser Hinsicht die basalen Blattteile bevorzugt. Gegen die spatelig verbreiterten oberen Enden dieser Blätter werden die Palisaden undeutlicher, vor allem in einem ziemlich breiten Streifen über dem (median verlaufenden) Leitbündel; ganz seitlich sind beiderseits aber auch in diesen Blättern Palisadenzellen, sogar ziemlich lange solche, vorhanden. Gegen die Blattmediane hin werden sie schnell kürzer und hiermit undeutlicher.

Man wird also vermuten dürfen, daß die abgeflachten Zweigsysteme von *L. decurrens* sich bei allseits ganz gleicher Beleuchtung etwa so,

wie eben beschrieben, gestalten werden, d. h. mit gleich vielen Spaltöffnungen auf beiden Zweigseiten. Stecklinge, die ich von *L. decurrens*, übrigens auch von *L. macrolepis*, in verschiedenen Jahreszeiten wiederholt machen ließ, bildeten leider in keinem einzigen Fall Wurzeln aus, so daß es mir unmöglich war, Versuche mit solchen wie bei *Thujopsis* anzustellen.

Für die Frage, wieweit die mehr oder minder abgeflachten Zweigsysteme von Cupressaceen anatomisch dorsiventral sind, und besonders, in welcher Weise einseitiger Lichteinfall an der Induktion einer solchen etwa vorhandenen Dorsiventralität beteiligt ist, scheint mir nun von vornherein die Untersuchung des Mesophyllbaus viel weniger wichtig und geeignet als die der Epidermis, im besonderen eine solche der Spaltöffnungsverteilung in ihr. Nämlich deshalb, weil bei manchen ihrer Arten schon allein aus inneren Gründen Palisadengewebe in den morphologischen Unterseiten ihrer Blätter vorkommen kann, z. B. eben vor allem da, wo diese ausgesprochen invers dorsiventral sind. Wenn alsdann sonach in den morphologischen Blattunterseiten der einseitig beleuchteten Zweighälften Palisaden vorhanden sind, solche dagegen an den entsprechenden Stellen der beschatteten Zweighälften fehlen und durch mehr oder minder isodiametrische Zellen ersetzt sind, sind die *Palisaden* natürlich nicht die Folge der einseitigen Lichtwirkung. Nur insofern könnte man vielmehr in einer solchen dorsiventralen Ausbildung des Mesophylls hier noch eine Induktion durch einseitige Beleuchtung erblicken, als in der beschatteten Zweighälfte die Ausbildung typischer Palisaden infolge unzureichender Lichtstärke gehemmt wird. Dies haben übrigens schon PICK (1882) und ihm folgend KUGLER (1928, S. 119) erkannt. Noch klarer als hier äußerte sich letzterer Autor mir gegenüber brieflich, er glaube in diesem Falle, der nach ihm eben bei *L. decurrens* vorliegt, dürfe man „überhaupt von keiner Induktion der anatomischen Differenzierung durch das Licht sprechen", „sondern nur von einer durch die einseitige Verdunkelung bedingten Hemmung der normalen Zellausbildung" (was aber natürlich doch auch eine „Dorsiventralitätsinduktion" durch ungleiche Lichtverteilung wäre!). KUGLERS Deutung kann jedoch selbstverständlich für die dorsiventrale Ausbildung der *Epidermis*, wie ich sie für die abgeflachten Zweigsysteme von *L. decurrens* nachgewiesen habe, nicht in Betracht kommen.

Übrigens scheint mir in Verbindung mit diesen Erwägungen eine Klärung der Frage wünschenswert, ob man die Blätter von *Libocedrus decurrens* und einigen anderen Cupressaceen mit blattähnlichen Sproßsystemen überhaupt einwandfrei als „invers dorsiventral" bezeichnen darf. KUGLER (1928, S. 118) tut dies z. B. auch für die Blätter von *Thujopsis dolabrata* und *Thuja occidentalis*, und TROLL (1939, S. 1156) ist ihm hierin wenigstens für *Thujopsis* gefolgt. Was zunächst die letzte

Gattung betrifft, so hat die Untersuchung der Blätter an den von mir durch *allseitig* gleiche Beleuchtung am Klinostaten bilateral gemachten anisophyllen Zweigen, die doch besonders wertvolle Aufschlüsse in der strittigen Frage liefern müssen, nun aber folgendes ergeben (FITTING 1942, S. 430 ff.).

1. Marginalblätter. Die beiden Hälften ihrer morphologischen Unterseiten, und zwar auch ihre freien, also nicht mit dem Stengel verwachsenen Teile tragen bewachste Spaltöffnungsfelder, die von einem etwa 0,5 mm breiten dunkelgrünen Rahmen beiderseits umsäumt sind. Auf der morphologischen Oberseite dieser Blätter befindet sich je eine bewachste Randfurche oder -grube mit Stomata oder eine solche fehlt (S. 422). Außerhalb der Spaltöffnungsbezirke liegt überall *oben wie unten* Palisadengewebe, besonders typisches in den morphologischen Blattoberseiten, aber auch, freilich schwächer ausgebildet, in den Randrahmen der Unterseiten. Unterhalb der Stomata befindet sich dagegen eine Art von Schwammparenchym, „das allerdings, mindestens teilweise, mehr palisadenartig gestreckte Zellformen enthält" als in den entsprechenden beschatteten Hälften der Marginalblätter an den einseitig beleuchteten anisophyllen Zweigen (S. 430 ff.).

2. Flächenblätter. Sie gleichen im äußeren und im anatomischen Bau den Blättern der isophyllen Triebe. Was aber diese betrifft, so sind ihre Blätter äußerlich dorsiventral symmetrisch (S. 420): Ihre „freien Spitzenteile führen in ihrer morphologischen Oberseite Palisadenparenchym" und auffallend gesetzmäßig dicht gedrängt Spaltöffnungen in einer schmalen, weißen Furche, die ganz nahe dem scharfkantigen Blattrand die freie Oberseite umsäumt. Außerdem befinden sich auf den morphologischen Unterseiten dieser Blätter beiderseits der breiten „Mittelrippe" Stomatafelder als weiße Streifen. In den nicht mit Spaltöffnungen besetzten grünen Teilen der morphologischen Blattunterseiten befindet sich Mesophyll aus ziemlich isodiametrischen Zellen, mithin *kein* Palisadengewebe, übrigens ganz wie bei den isophyllen Zweigen von *Thuja occidentalis* nach FRANK (1873/74). An den *einseitig* beleuchteten dorsiventralen Zweigen ist dagegen in den belichteten Außen-(Unter-)seitenhälften der Marginalblätter palisadenähnliches, in den beschatteten Außen-(Unter-)seitenhälften dieser Blätter annähernd isodiametrisches Parenchym ausgebildet. Entsprechend fehlen auf jenen die Stomata ganz, während sie auf diesen zahlreich sind.

Aus alledem scheint mir ersichtlich, daß man bei den Blättern von *Thujopsis* kaum davon sprechen kann, sie seien von Haus aus „invers dorsiventral". KUGLER (1928, S. 118 ff.) sucht bei diesen Blättern von *Thujopsis* einen Gegensatz aufzustellen im anatomischen Bau ihrer unteren Teile, die mit dem Stengel etwa zu $^3/_4$ verwachsen sind, und ihren oberen freien Teilen, indem er von den Blättern der isophyllen

Zweige sagt (S. 118): „Das Blattpolster trägt Spaltöffnungen auf der Außenseite in zwei seitlich gelagerten Wachsstreifen, sein Mesophyll ist nicht differenziert und besteht aus rundlichen Zellen." „Der freie Blattteil ... (nach KUGLER auch der Flankenblätter an den anisophyllen Zweigen) weist in seinen unteren Teilen noch die gleiche Differenzierung des Mesophylls auf wie das Polster, doch finden sich Spaltöffnungen nur auf der adaxialen Seite" (vgl. auch KUGLERs Abb. 41 auf S. 119 für ein Marginalblatt). Die sichelförmigen Flankenblätter von *Thujopsis* sind nun aber weitergehend frei, d. h. nur etwa in ihrer unteren Hälfte mit der Sproßachse verwachsen; infolgedessen läßt sich überhaupt nicht sagen, wo das Polster aufhört und das „freie" Blatt beginnt. Und wesentlich gleicher Bau wie bei *Thujopsis* scheint mir bei den von FRANK (1873/74) untersuchten Blättern von *Thuja occidentalis* vorzuliegen. Ich vermag mich nach alledem der Auffassung nicht anzuschließen, die Blätter von *Thujopsis* und *Thuja occidentalis* seien invers dorsiventral; mindestens sind sie es nicht deutlich. Entsprechend scheint mir vorläufig auch keine eindeutige Beobachtung dazu zu nötigen, den Schuppenblättern von *Libocedrus decurrens* invers dorsiventralen Bau zuzuschreiben[1]. Stomata kommen ja auf beiden Blattseiten vor, und Palisaden, wie wir sahen, auch in ihren Oberseiten. Von einigen Arten einer Familie, etwa solchen von *Juniperus*, die ausgesprochen inversdorsiventrale Blätter besitzen, entsprechende Rückschlüsse auf andere zu machen, ist übrigens recht gefährlich. Wissen wir doch, was auch KUGLER bekannt war (S. 90), daß sogar in einer und derselben Gattung, z. B. *Picea* und *Pinus*, neben Arten mit normal dorsiventralen Nadeln auch solche mit invers dorsiventralen vorkommen.

Als Gesamtergebnis läßt sich also sagen: Wenn auch *Libocedrus decurrens* von *L. macrolepis* dadurch abweicht, daß bei jener Art mehr oder minder viele Spaltöffnungen auch auf den beleuchteten Zweigoberseiten vorkommen, ist doch vor allem bei den Marginalblättern die anatomische Dorsiventralität der plagiotropen abgeflachten Zweigsysteme nicht nur in der Ausbildung von Palisadengewebe in der stärker beleuchteten Zweighälfte, sondern auch in der ungleichen, unterseits bevorzugten Verteilung der Stomata ausgeprägt. *Zwischen L. decurrens und L. macrolepis gibt es also in der Ausbildung der Dorsiventralität nur graduelle Unterschiede.* Und einseitige Beleuchtung hat auch bei *L. decurrens* nicht nur Einfluß auf die Ausbildung des Mesophylls (in den Zweigoberseiten Palisaden, unterseits ziemlich isodiametrisches „Schwamm"parenchym), sondern auch auf die Verteilung der Spaltöffnungen in der Epidermis. Daß KUGLER das Letztere verkannt hat,

[1] Man beachte dazu auch meine früher (S. 679) mitgeteilte Beobachtung, daß die Blätter der orthotropen isophyllen Zweige *nur* oberseits Palisaden, unterseits dagegen isodiametrische grüne Mesophyllzellen führen!

erklärt sich daraus, daß er es anscheinend versäumt hat, die *Flächen*ansichten beider Zweigseiten miteinander zu vergleichen.

Ich sehe also gar keinen Grund, dem einseitigen Licht bei *Libocedrus decurrens* eine andere Wirkung als bei *Thujopsis* und bei *Thuja occidentalis* zuzuschreiben; nur daß das Licht offensichtlich bei *Libocedrus decurrens* schwächer Dorsiventralität in den abgeflachten, anisophyllen Zweigsystemen induziert, als es bei *Thujopsis* und *Thuja occidentalis*, offenbar aber auch bei *Libocedrus macrolepis* und wohl auch bei einigen anderen *Libocedrus*-Arten der Fall ist. So sagt Eichler (1889, S. 96) von *L. chilensis:* „Zweige stark zusammengedrückt, oberseits freudig grün, unterseits silberweiß"; Klemm (1886, S. 530) über die Verteilung der Spaltöffnungen bei dieser Art freilich, solche seien auch auf den beleuchteten Seiten dieser Zweige vorhanden, ohne sich aber über ihre Mengen gegenüber den beschatteten Zweigseiten zu äußern. Und von *Libocedrus Doniana* heißt es bei Eichler (1889, S. 96): Zweige ebenfalls stark zusammengedrückt, „doch beiderseits freudig grün . . . , unten nur etwas matter"; über das Zahlenverhältnis der Spaltöffnungen auf diesen blattartigen Zweigen, die nach Klemm (1886, S. 530) horizontal, bei *L. chilensis* dagegen mit ihren Flächen vertikal stehen sollen, fand ich in der Literatur nichts. Nach den Angaben Klemms (1886, S. 504 und 530) darf man wohl annehmen, daß sie auf den beleuchteten Zweigoberseiten fehlen. Beide Arten habe ich mir trotz vielen Bemühungen leider nicht verschaffen können. Übrigens scheint es bei *Libocedrus* auch Arten zu geben mit Zweigen, die nicht dorsiventral gebaut sind. So sagt Eichler (1889, S. 96) von *L. tetragona* Endl.: „Zweige kaum zusammengedrückt. Blätter daher fast gleichgestaltet und gleichmäßig 4zeilig"; und Pilger (1926, S. 362) „die Zweiglein sind 4kantig, die Blätter stehen in 4 Reihen; sie sind alle gleich, dick, schmal eiförmig, stumpflich, oberseits konkav und bis auf den dicken Rand von Spaltöffnungsreihen silbergrau."

II. Thuja.

Diese Gattung umfaßt 6 Arten: *Th. occidentalis, Th. gigantea (= plicata), Th. Standishii, Th. sutchuenensis, Th. koraiensis* und *Th. (Biota) orientalis.* Die ersten drei konnte ich lebend aus dem Bonner Garten untersuchen. Sie verhalten sich im wesentlichen gleich, d. h. so, wie es Frank (1873/74) für *Th. occidentalis* schon recht genau beschrieben hat, so daß ich mich hier sehr kurz fassen kann.

1—3. *Thuja occidentalis, Th. gigantea* und *Th. Standishii.* Auf den glänzend dunkelgrünen *Ober*seiten der dorsiventralen, abgeflachten Zweigsysteme fehlen die Spaltöffnungen in der Epidermis, abgesehen von den durch die Marginalblätter gedeckten Rändern der Rückenblätter (vgl. die Bilder für *Th. gigantea* bei Pilger 1926, S. 363, Abb. 190 L u. M).

Auf den Zweig*unter*seiten sind sie dagegen recht zahlreich. Bei *Th. occidentalis* sind die Zweigunterseiten mattgrün, von den Oberseiten nur wenig verschieden; bei den beiden anderen Arten befinden sich dort graue Wachsfelder, wenn auch weniger auffallend als bei *Thujopsis*. Das Mesophyll enthält in den Zweigoberseiten Palisadenzellen; in den Zweigunterseiten unter den Spaltöffnungsfeldern hat es mehr den Charakter von Schwammparenchym mit isodiametrischen Zellen.

Von *Thuja gigantea*, die mir für Versuche besonders geeignet erschien, bewurzelten sich wenigstens einige Zweigstecklinge, so daß ich im Sommer 1944 mit solchen einige orientierende Versuche anstellen konnte. Leider vermochte ich letztere erst Mitte August anzusetzen, d. h. zu einer Zeit, als die Tage schon wieder erheblich kürzer zu werden begannen. Dies machte sich bei dem schon an sich recht langsamen Wachstum der Triebspitzen insofern unliebsam bemerkbar, als es erst im September bei noch kürzer gewordenen Tagen stärker (ja bei einigen dieser Stecklinge überhaupt nicht mehr) einsetzte.

a) Aus diesem Grunde zeigte ein am 15. 8. mit der Zweigunterseite nach oben auf schwarzes Papier horizontal gelegter dorsiventraler Steckling leider bis zum 5. 12. nur so geringen Zuwachs, daß die erwartete Umkehrung der Dorsiventralität nicht eintrat.

b) An dorsiventralen Stecklingen, die am 15. 8. aufrecht mit senkrecht gestellten Flächen bei beiderseits möglichst gleicher Beleuchtung im hellen Versuchsgewächshaus aufgestellt worden waren und ihr Wachstum fortsetzten, fiel mir auf, daß an den weitergewachsenen Zweigspitzen die Blätter, die bei schon recht ungünstiger Beleuchtung etwa im Oktober und November entstanden waren, auch auf den Zweigoberseiten eine gewisse Menge von Spaltöffnungen trugen, während die vor dem Abschneiden der Zweige entstandenen Blätter hier keine solchen führten.

c) Ein leidlich weiterwachsender Steckling wurde an der ost-westlich gerichteten horizontalen Klinostatenachse mit $2^1/_2$ min Umdrehungsgeschwindigkeit bei hellem Treibhauslicht in horizontaler Lage um sich selbst rotiert. Der Versuch lief vom 15. 7. bis 15. 11. 44. Bei der Untersuchung der mit heißem Chloralhydrat aufgehellten Zweigspitzen anfangs Dezember 1944 zeigte es sich, daß im Gegensatz zu den älteren, bei einseitiger Beleuchtung im Freien ausgebildeten Blättern Spaltöffnungen auf beiden Zweigseiten, also auf den morphologischen Unter-(Außen-)seiten aller Blätter entstanden waren, aber verglichen mit den einseitig beleuchteten Zweigen in geringeren Mengen als auf deren beschatteten Ventralseiten. Unter den Spaltöffnungsfeldern beider Zweigseiten lag lockeres Assimilationsparenchym.

Schon diese Versuche deuten darauf hin, daß sich die dorsiventralen, flachen Zweigsysteme von Thuja gigantea bei allseitig gleicher Beleuchtung ebenso wie die von Thujopsis verhalten dürften; d. h. sie scheinen in diesem Fall ihre beiden Zweigseiten als Unterseiten auszubilden.

Versuche bei künstlicher Dauerbeleuchtung konnte ich damals wegen der Kriegsverhältnisse nicht anstellen.

Selbstverständlich bedürfen meine Versuche sehr dringend einer Wiederholung und Erweiterung in günstigster Jahreszeit. Vor allem

zeigen sie aber jetzt schon, daß man auch in der Gattung *Thuja* mit angewurzelten Zweigstecklingen arbeiten kann.

4. *Thuja (Biota) orientalis.* Ganz anders als bei den bisher besprochenen 3 Arten liegen die anatomischen Verhältnisse bei *Th. orientalis,* und zwar auch in den abgeflachten Zweigsystemen, deren Flächen horizontal orientiert sind. Es ist nämlich durchaus nicht so, wie FRANK (1873/74, S. 163), KLEMM (1886, S. 504) PILGER (1926, S. 387), KUGLER (1928, S. 119), übrigens auch EICHLER (1889, S. 98) behaupten, daß diese Zweige hier sämtlich mit ihren Flächen senkrecht gestellt sind; es gibt auch nicht wenige schräg oder horizontal ausgebreitete, was schon PICK (1882, S. 440 ff.) richtig gesehen hat. Zwar sind solche einigermaßen horizontal gewachsene (von der Südseite der Bäume entnommen) oberseits dunkel, unterseits heller und matter grün. Flächenschnitte und noch viel klarer mit Chloralhydrat aufgehellte ganze Zweigspitzen lassen aber ungefähr gleiche Verteilung der Spaltöffnungen auf ihren beiden Seiten erkennen, und zwar auf den Außen-(morphologischen Unter-)seiten der Flächenblätter an ihren beiden Seitenflügeln und auf den Außenseiten der Marginalblätter nicht sehr zahlreich in ihren unteren Teilen bis etwa zu $^2/_3$—$^3/_4$ ihrer ungedeckten Länge in der Mitte jeder Hälfte der morphologischen Unterseiten. Übrigens schwankt die Zahl der Stomata von Blatt zu Blatt bald auf der Zweigober-, bald auf der Zweigunterseite. Auf Querschnitten durch die Zweige sieht man in ihren Oberseiten sowohl bei den Flächen-, wie bei den Randblättern ausgesprochene Palisadenzellen (nach PICK sind sie hier länger als in den vertikal gestellten abgeflachten Sproßsystemen), in ihren Unterseiten dagegen höchstens Andeutungen von solchen (so auch PICK 1882, S. 440 ff.). Senkrechte und allseitig gleich beleuchtete Zweige haben nach PICK (1882, S. 440 ff.) und KUGLER (1928, S. 119) dagegen Palisaden in beiden Seiten[1].

Bei dieser Art liegt also der Fall vor, den KUGLER bei *Libocedrus decurrens* verwirklicht meinte: Leidlich einseitig beleuchtete Zweigsysteme reagieren nur mit Ausbildung von Palisaden in der stärker beleuchteten Seite, während die Verteilung der Spaltöffnungen dadurch nicht beeinflußt wird. Man kann sonach im Zweifel darüber sein, ob das Licht hier in gleichem Sinne wie bei *Thuja occidentalis, Thujopsis* usw. anatomisch wirklich Dorsiventralität induziert, oder ob Beschattung

[1] Auf *Thuja filiformis,* die KUGLER noch erwähnt, braucht nicht weiter eingegangen zu werden; sie ist nach BEISSNER (1887, 1891) nur eine Gartenform von *Thuja (Biota) orientalis.* KUGLER (1928, S. 119) sagt von ihr, auch ihre Zweige seien mit den Flächen senkrecht gestellt. Anatomisch scheint sie sich von der Stammart nicht zu unterscheiden. Wie weit dies aber auch für die zahlreichen anderen Gartenformen von *Biota* gilt, lohnte sich im Hinblick auf das weiter unten für *Chamaecyparis obtusa* und *Chamaecyparis Lawsoniana* Gesagte (vgl. S. 691 ff.) vielleicht zu untersuchen.

nur die Ausbildung der Palisaden hemmt. Möglicherweise lassen sich aber die anatomischen Unterschiede vergrößern, so daß auch die Zahl und Verteilung der Spaltöffnungen auf beiden Zweigseiten etwas verschieden wird, etwa dadurch, daß man Zweigstecklinge (sofern sich solche bewurzeln sollten) in horizontaler Lage nur einseitig stark beleuchtet. Solange solche Versuche ausstehen, dürfte ein Urteil darüber verfrüht sein, ob sich nicht auch *Biota orientalis* im Grunde genommen ebenso wie *Thuja occidentalis* usw., nur graduell stark abgeschwächt einseitigem Licht gegenüber so verhält, wie es bei *Libocedrus decurrens* der Fall ist.

III. Chamaecyparis.

Diese mit *Cupressus* sehr nahe verwandte (vgl. PILGER 1926, S. 394) Gattung enthält 6 Arten: *Ch. obtusa*, der *Ch. formosensis* nahesteht, *Ch. pisifera*, *Ch. Lawsoniana*, *Ch. sphaeroidea* und *Ch. nootkatensis* (= *nutkaënsis*). Bis auf *Ch. formosensis* standen mir alle aus dem Bonner Botanischen Garten, z. T. in verschiedenen Rassen, lebend zur Verfügung.

Nach KLEMM (1886, S. 504) gehören *Chamaecyparis Lawsoniana* und *Chamaecyparis sphaeroidea* in die Gruppe der Cupressaceen, die mit ihren Flächen senkrecht gestellte, dorsiventrale Zweige besitzt, *Chamaecyparis pisifera* und *Chamaecyparis nootkatensis* dagegen in die mit horizontalen solchen Zweigen. Bei allen genannten Arten soll das Palisadenparenchym nach demselben Autor (1886, S. 513 ff.) die morphologischen Blattunterseiten einnehmen. Bei verschiedener Beleuchtung beider Zweigseiten bleiben die Palisadenzellen bei der ersteren Gruppe auf der beschatteten Zweigseite kürzer als auf der beleuchteten, „immerhin aber ist die Verschiedenheit der Länge nur gering und die äußeren Umrisse, sowie die Lage der Spaltöffnungen lassen noch kein oben und unten unterscheiden. Die Annäherung [im Bau des grünen Mesophylls] an den dorsiventralen Bau ist besonders bei *Chamaecyparis Lawsoniana* ... sehr häufig und weitgehend". Stomata findet man nach KLEMM (ebenda) bei dieser Art „auf den mit Pallisaden besetzten, der direkten Besonnung zugänglichen Stellen der morphologischen Blattunterseiten in Form zweier seitlicher Streifen", dagegen hier bei keiner Cupressinee mit horizontalen Zweigen.

Nach KUGLER (1928, S. 118 ff.) gleicht der anatomische Bau von *Chamaecyparis pisifera* dem von *Thujopis*; jene Art hat also ausgesprochen dorsiventrale, abgeflachte Zweige. *Chamaecyparis nootkatensis* und *Chamaecyparis Lawsoniana* „unterscheiden sich von *Chamaecyparis pisifera* insofern, als Licht- und Schattenblätter gleiche Ausbildung aufweisen. Spaltöffnungen treten dabei am freien Blatt-Teil adaxial, am Polster aber im Schutze der vorhergehenden Blätter auf".

1. *Chamaecyparis pisifera*. Diese Art hat zwar entschieden weniger abgeflachte und weniger horizontal ausgebreitete blattartige Zweigsysteme als etwa *Chamaecyparis Lawsoniana* (vgl. weiter unten!). Gleichwohl sind ihre Zweige viel stärker anatomisch dorsiventral ausgebildet als bei letzterer Art. Während die Zweigoberseiten glänzend grün sind, findet man unterseits auf den basalen Hälften der Blätter ausgesprochen blaugraue Wachsstreifen. Entsprechend liegen hier und nur hier, also

bloß an den basalen, nicht von den älteren Blättern bedeckten Blattteilen auf den Zweigunterseiten sehr zahlreiche Spaltöffnungen, während solche an den entsprechenden Stellen der Zweigoberseiten ganz fehlen. Auch Querschnitte durch die abgeflachten Zweige zeigen deren Dorsiventralität ganz ausgesprochen: Nur auf den oberen Zweigseiten liegt in allen (Flächen- und Marginal-) Blättern ausgesprochenes Palisadengewebe, während solches in den Zweigunterseiten ganz fehlt.

Entwicklungsphysiologisch verhält sich anscheinend *Ch. pisifera* einseitiger Beleuchtung gegenüber ganz ebenso wie *Thuja occidentalis* und *Thujopsis dolabrata*. Kugler (1928, S. 118) beobachtete nämlich: „Ein in inverser Lage kultivierter Zweig bildete auf der neuen Lichtseite Assimilationsgewebe (schwach palisadenförmig), auf der Schattenseite Spaltöffnungen aus", und Imamura (1937, S. 492), daß bei Beschattung der Oberseite und Beleuchtung der Zweigunterseite die Wachsstreifen sich nun auf jener bilden, was darauf hinweist, daß hier auch die Stomata entstehen.

2. *Chamaecyparis Lawsoniana*. Ich habe mich bei den zahlreichen Bäumen, die von dieser Art im Bonner Botanischen Garten und in vielen Bonner Privatgärten oder öffentlichen Anlagen wachsen, nicht davon überzeugen können, daß die Flächen ihrer abgeflachten Zweigsysteme nur senkrecht gestellt sind; sie sind vielmehr sehr oft auch schräg, ja vielfach sogar horizontal ausgebreitet. Dementsprechend kann man mit dem bloßen Auge einen, wenn auch nur geringen Unterschied zwischen den beleuchteten und den beschatteten Zweigseiten feststellen: Auf den Zweigunterseiten tragen die Außen-(morphologischen Unter-)seiten aller Blätter stärkeren blaugrauen Wachsüberzug nahe den Stellen, wo die Blätter einander berühren, während die Zweigoberseiten mehr matt-dunkelgrün erscheinen.

Mit heißem Chloralhydrat stark aufgehellte Spitzenstückchen möglichst horizontal gewachsener Zweige zeigen, daß die morphologischen *Ober*seiten aller Blätter sehr reich an Spaltöffnungen sind. Diese stehen rechts und links der „Mittelrippe" in 2 undeutlichen Streifen, die gegen die Blattspitze zu einem $\wedge$ konvergieren. Auf den morphologischen *Unter*seiten sämtlicher Blätter befinden sich dagegen entsprechend Kuglers Angaben Stomata nur an den Blattbasen, etwa so weit, wie diese von den älteren Blattpaaren gedeckt sind; meist findet man hierüber hinaus, also weiter spitzenwärts, an den Blättern nur ganz wenige Spalten. Ob stets auf diesen nicht mehr gedeckten Blatteilen an den beleuchteten Zweigoberseiten etwas weniger Spaltöffnungen vorhanden sind als an den beschatteten Zweigunterseiten, konnte ich an aufgehellten Zweigen nicht sicher feststellen. Manchmal hat es den Anschein, bei anderen Blattpaaren eines und desselben Zweigs dagegen wieder nicht. Einseitige Beleuchtung hat also offenbar auf die Verteilung der Spalten

entweder gar keinen oder doch nur recht geringen Einfluß (vgl. dazu aber weiter unten S. 691 ff.).

Auf Querschnitten durch die einseitig beleuchteten, abgeflachten Zweigsysteme sieht man ausgesprochene Palisaden in der beleuchteten Hälfte. Zu äußerst liegt hier eine Schicht recht langer, darunter eine zweite Schicht etwas kürzerer zylindrischer Zellen. In der beschatteten unteren Zweigseite liegt jedoch nur *eine* Schicht recht kurzer Palisaden gleicherweise bei den Marginal-, wie bei den Flächenblättern. Also nur die Ausbildung des Palisadengewebes ist von der einseitigen Beleuchtung abhängig. Wenn dies für die Spaltöffnungen nicht gilt, so vielleicht deshalb, weil die Stomata, wie wir sahen, bloß an den Blattbasen ausgebildet werden, wo sie auch auf den Zweigoberseiten durch die älteren Blätter vom einstrahlenden Licht abgeschlossen sind.

Die mit ihren Flächen senkrecht gestellten und allseits etwa gleich beleuchteten abgeflachten Zweigsysteme sind beiderseits ziemlich gleich gebaut. In den morphologischen Unterseiten aller Blätter liegt Palisadengewebe. Auch in den morphologischen Blattoberseiten stehen über dem medianen Leitbündel einige Palisaden, während solche unter den Spaltöffnungen führenden seitlichen Streifen fehlen. Die Blätter sind also wohl schwach invers dorsiventral.

Ein paar kleine Keimlingspflanzen, die sich zufällig im Bonner Botanischen Garten befanden, veranlaßten mich zu einigen Versuchen. Wie im voraus zu erwarten war, brachten sie aber keine besonders aufschlußreichen Ergebnisse.

a) Im hellen Treibhaus auf Glasplatten, die mit schwarzem Papier bedeckt waren, vom 16. 6.—11. 8. 44 horizontal in umgekehrter Lage aufgestellte, von oben also einseitig beleuchtete blattartige Zweige zeigten nach Aufhellung mit heißem Chloralhydrat ziemlich gleichen anatomischen Bau der Epidermis auf beiden Zweigseiten. Ich habe aber doch den Eindruck gewonnen, daß auf der beleuchteten Zweigunterseite eine etwas geringere Zahl von Spaltöffnungen am Neuzuwachs ausgebildet worden war als auf den beschatteten Oberseiten; mit Sicherheit vermochte ich dies aber nicht festzustellen. Dagegen waren nur in der beleuchteten Zweigunterseite ausgesprochene Palisaden entwickelt worden. Auf Querschnitten durch diese Zweige trat das noch viel auffälliger hervor: Die Marginalblätter waren nämlich stark asymmetrisch zugunsten ihrer nach oben gekehrten Hälften gefördert worden eben wohl infolge der Ausbildung der Palisaden; diese waren in den nach unten gekehrten Blatthälften viel kürzer, also weniger typisch entwickelt.

b) Ein Keimling wurde vom 15. 6.—11. 8. 44. wie üblich an der ost-westlich gerichteten Klinostatenachse mit $2^1/_2$ min Umdrehungsgeschwindigkeit in horizontaler Lage um sich selbst gedreht. Bei Abschluß des Versuchs zeigten sich im Epidermisbau auf beiden Zweigseiten keine Unterschiede: Stomata waren wieder nur ganz an den Basen der morphologischen Blattunterseiten und bei den Marginalblättern an den Rändern ihrer Unterseiten vorhanden. Ein ausgesprochener Unterschied in Zahl und Verteilung der Spaltöffnungen gegenüber den in horizontaler Lage nur von oben her beleuchteten Zweigen war nicht erkennbar. Auf Querschnitten erscheinen die rotierten Zweige ausgesprochen bilateral symmetrisch,

ganz ähnlich den senkrecht gestellten blattartigen Zweigen. Die morphologischen Unterseiten aller Blätter tragen schwach ausgebildete Palisaden. Diese sind kürzer als in den beleuchteten (Unter-)Seiten der einseitig bestrahlten horizontal gelegten Zweige. Hier hatten sie eine Länge von 15—20 Teilstrichen des Okularmikrometers (Okular 3, Objektiv DD, beides von Zeiß), in den rotierten Zweigen beiderseits nur von etwa 10—15 Teilstrichen.

3. *Chamaecyparis obtusa (forma nana* hort.*)* verhält sich im wesentlichen wie *Ch. Lawsoniana*. Die blattähnlichen, abgeflachten, anisophyllen, unterseits grünen Sprosse stehen mit ihren Flächen oft sehr schräg oder horizontal. Die Spaltöffnungen auf allen Blattunterseiten liegen unter den deckenden Blättern. Gut ausgebildete Palisaden kommen in den Blättern auf den beleuchteten Zweigseiten vor; in der beschatteten Zweigseite fehlen sie so gut wie ganz.

Es ist nun aber höchst beachtenswert, daß es auch Gartenformen von *Ch. obtusa* gibt, bei denen die abgeflachten Sprosse unterseits an den Blatträndern blaugraue Wachsbereifung zeigen, und die Stomata zwar auf den Zweigoberseiten nur an den Blatteilen stehen, die von den älteren Blättern bedeckt sind, auf den Zweigunterseiten dagegen darüber hinaus mehr oder minder weit auch auf den nicht bedeckten Blatteilen. Das tritt am auffälligsten an den Sproßstücken hervor, die man mit heißem Chloralhydrat stark aufgehellt hat. Das Gesagte gilt vor allem für die Gartenform, die im Bonner Garten unter dem Namen *pyramidalis* geht, für die Bauchblätter: Sie tragen Spaltöffnungen auf ihren unteren freien und nicht gedeckten Hälften seitlich ihrer „Mittelrippe" in ziemlich großer Zahl, und die Flankenblätter ebenfalls viele an ihrer ungedeckten Basis, ja auf ihren einander zugewendeten Rändern sogar fast bis an die Blattspitzen. Nahezu ebenso ausgeprägt fand ich dies alles bei der Form *gracillima* hort.; jedoch scheinen bei ihr die Spalten an den nicht gedeckten Basen der Marginalblätter oft so gut wie ganz zu fehlen. Nur angedeutet war solche unterseits bevorzugte Verteilung der Spaltöffnungen dagegen bei der Gartenform *filicoides* hort. ausgebildet.

Aus diesen Beobachtungen muß man folgern, daß auch bei Chamaecyparis obtusa infolge ungleicher Beleuchtung offenbar nicht nur das Mesophyll, sondern auch die Ausbildung der Epidermis in entsprechender Weise wie bei Thuja occidentalis und Thujopsis beeinflußbar ist. Dieser wichtige Befund veranlaßte mich dazu, nun auch von *Ch. Lawsoniana* verschiedene Gartenformen, an denen noch aus Beissners Zeiten der Bonner Garten reich ist, zu untersuchen. Dabei zeigte es sich, daß auch bei dieser Art solche Formen vorkommen, bei denen auf den Zweigunterseiten die Spaltöffnungen etwas zahlreicher auf den Blatteilen vorhanden sind, die an die von den älteren Blättern gedeckten Teile angrenzen. Ich fand solche Formen dadurch heraus, daß bei ihnen die Unterseiten der abgeflachten Triebe etwas stärker von Wachs bereift sind. So war

es bei der Form *Olbrichii* sowie bei einem Baum, der nur die Bezeichnung „*Ch. Lawsoniana*" trägt. Ja, bei dieser Form waren die Spaltöffnungen auf beiden Zweigseiten noch verschiedener verteilt als bei *Olbrichii*, und das gleiche gilt auch für die Form *monumentalis* hort., übrigens auch bei einigen anderen nicht mit besonderen Namen gekennzeichneten Sorten, die unterseits nur wenig Wachs tragen. Sonach hat also überraschenderweise auch bei *Ch. Lawsoniana* das einseitig einfallende Licht Einfluß auf die Ausgestaltung der Epidermis, wenn auch nur in geringem Maße.

Auch bei *Ch. obtusa* beobachtete IMAMURA (1937, S. 492), daß bei Umkehr der Beleuchtung die Wachsstreifen auf den nun beschatteten Zweigoberseiten entstehen.

4. und 5. *Chamaecyparis nootkatensis* und *Ch. sphaeroidea*, beide mit nur wenig abgeflachten, blattähnlichen Zweigsystemen, verhalten sich wesentlich gleich. Sie sind wohl miteinander nahe verwandt. Bei *Ch. nootkatensis* sind diese Zweige unterseits matter, mehr bläulich grün als oberseits. *Ch. sphaeroidea* hat oberseits matt-graugrüne Zweige. Bei beiden Arten tragen die Flächenblätter auf den Zweigunterseiten an ihren beiden Rändern, die Marginalblätter an ihren Basen graue Wachsstreifen. Spaltöffnungen kommen auf beiden Zweigseiten vor, auf den Marginalblättern etwa in ihrem untersten Viertel ihrer freien Enden und auf den Flächenblättern an beiden Rändern ihrer morphologischen Unterseiten (die Stomata auf den morphologischen Oberseiten der Blätter lasse ich wieder außer Betracht). An sehr zahlreichen, mit heißem Chloralhydrat aufgehellten Zweigstücken war keine ausgesprochene Bevorzugung einer der Zweigseiten in der Verteilung und Zahl der Spaltöffnungen bemerkbar, zumal die Zahl der Spalten auf den morphologischen Blattunterseiten eines Zweiges sehr stark schwankt. Diese Beobachtung ist recht beachtenswert; nach KLEMM, der von *Ch. nootkatensis* behauptet, die blattartigen Zweige stünden mit ihren Flächen horizontal (1886, S. 504) und seien infolgedessen dorsiventral gebaut, gehört diese Art zu der Gruppe, bei der die Stomata auf den beleuchteten Zweigseiten fehlen (1886, S. 530).

Auf Querschnitten durch die Zweige sieht man oberseits ausgeprägtes, unterseits dagegen nur angedeutetes Palisadengewebe in Flächen- und Marginalblättern.

Ob die Dorsiventralität der Sprosse durch besonders starke einseitige Beleuchtung gesteigert werden kann, wäre experimentell noch festzustellen.

IV. Zusammenfassung und Besprechung der Ergebnisse.

Schauen wir zurück, so wird ersichtlich, daß in allen untersuchten Gattungen der Cupressaceen mit anisophyllen, abgeflachten Zweig-

systemen Arten vorkommen, bei denen in ganz übereinstimmender Weise infolge von einseitiger Beleuchtung ausgesprochene anatomische Dorsiventralität hervorgerufen wird. Das gilt für *Thuja occidentalis* (Frank 1873/74), aber auch für *Th. gigantea* und *Th. Standishii*, ferner für *Thujopsis dolabrata* (z. B. Fitting 1942 und die dort angeführte Literatur), für *Chamaecyparis pisifera* (Kugler, vgl. auch Imamura) sowie nach dem mit den Genannten übereinstimmenden Bau der dorsiventralen Sprosse für mehrere *Libocedrus*-Arten, mindestens für *L. macrolepis*, aber wohl auch für *L. Doniana* und vielleicht für *L. chilensis*. Und zwar erstrecken sich die Bauverschiedenheiten, die durch einseitig einstrahlendes Licht geweckt werden, hier überall sowohl auf die Epidermis (Spaltöffnungen und Wachsüberzüge nur oder vor allem auf den beschatteten Zweigunterseiten) wie auf das Mesophyll (ausgesprochene Palisaden nur in den heller beleuchteten Zweigoberseiten, hypodermale Sklerenchymfasern zahlreicher ebenfalls hier). Neben Arten mit solcher sehr ausgeprägten anatomischen Dorsiventralität kommen bei einigen dieser Gattungen aber auch Arten vor, bei denen der anatomische Bau der Epidermis auf beiden Zweigseiten nur wenig oder gar nicht und nur das Mesophyll in beiden Sproßseiten dorsiventral stark verschieden gebaut ist. Etwas verschiedenen Epidermisbau findet man nach meinen Beobachtungen bei *Libocedrus decurrens*, bei gewissen Gartenformen von *Chamaecyparis obtusa* und *Ch. Lawsoniana*; während die Epidermis auf beiden Zweighälften gleich gebaut ist bei *Thuja (Biota) orientalis*, *Chamaecyparis nootkatensis*, *Ch. sphaeroidea*, anderen Formen von *Ch. Lawsoniana* und von *Ch. obtusa*. Da einige der letzten Arten aber in den gleichen Gattungen mit den zahlreichen Formen, bei denen die einseitige Beleuchtung in sehr ausgeprägter Weise dorsiventrale Ausbildung der Epidermis (übrigens auch in der Wachsausscheidung) und des Mesophylls bewirkt, offensichtlich durch Übergänge verbunden sind, stehe ich nicht an, zu glauben, daß bei ihnen die einseitige Beleuchtung im Grunde genommen die gleiche Wirkung hat wie bei diesen, nur in gradweise stark abgeschwächtem Maße. Hiermit scheint mir die eingangs dieser Arbeit aufgeworfene Frage eine befriedigende einheitliche Beantwortung gefunden zu haben. Vielleicht gelingt es übrigens wenigstens bei einigen der Arten, bei denen die Epidermis auf beiden Seiten der abgeflachten Seiten gleich ist, durch extrem starke einseitige Beleuchtung, etwa von Zweigstecklingen oder Keimlingen, auch den Bau der Epidermis noch mehr oder minder dorsiventral verschieden zu machen.

Selbstverständlich ist mit diesen Befunden die Frage noch in keiner Weise geklärt, ob es sich bei der Auslösung solcher anatomischer Verschiedenheiten in allen davon betroffenen Blattgeweben und bei allen Arten um einen einheitlichen Vorgang handelt, oder ob die Ursachen für

die dorsiventrale Ausbildung in den einzelnen Blattgeweben verschieden sind. Offensichtlich handelt es sich aber bei den Cupressaceen-Arten mit stark blattähnlichen Zweigen, in deren unterseitiger, beschatteter Epidermis mit Wachs überzogene Spaltöffnungsfelder ausgebildet sind, während solche den beleuchteten Zweigoberseiten fehlen, überall um eigenartige, weiter aufzuklärende Wirkungen der *einseitigen Beleuchtung*. Unter den Spaltöffnungen der beschatteten Zweigseiten hat auch das Mesophyll einen anderen Bau als in den beleuchteten Sproßseiten: Dort ist das hypodermale Sklerenchym weit schwächer als in der spaltenfreien Oberseite entwickelt, ferner nimmt dort das Assimilationsgewebe mehr das Aussehen von lockerem Schwammparenchym an mit unregelmäßigeren und weiteren Interzellularen als in dem oberseitigen Palisadengewebe.

Betrachtet man *nur* das grüne Mesophyll, so wäre es z. B. zunächst denkbar, daß bei allen diesen Cupressaceen-Arten die Beschattung der einen Zweigseite die hier aus unbekannten inneren Ursachen (etwa entsprechend einer inversen Dorsiventralität?) angestrebte Ausbildung von Palisaden hemmt, wie es PICK (1882) und ihm folgend KUGLER (1928 und in einem Brief an mich) wenigstens für einige Arten annehmen. Es ist ja eine bei verschiedenen Pflanzen längst bekannte Tatsache (Literatur darüber vgl. bei KUGLER 1928, S. 93), daß schwaches Licht eine solche Wirkung haben kann. Lediglich um eine Hemmung, an die sich übrigens auch für die ober- und unterseits verschiedene Ausbildung des hypodermalen Sklerenchyms noch denken ließe, handelt es sich jedoch mindestens bei vielen, vielleicht sogar bei allen Cupressaceen mit blattähnlichen Zweigsystemen offenbar nicht. Denn bei manchen Arten läßt gleiche Beleuchtung der beiden Seiten ihrer anisophyllen Zweige mit hellem Licht überhaupt nicht wie bei einseitiger Beleuchtung Palisadengewebe, sondern außer Wachsbereifung der Oberhautzellen lockeres, dem Schwammparenchym ähnliches Gewebe unter Spaltöffnungen entstehen, und zwar aus inneren Ursachen; sind doch die beleuchteten Teile die morphologischen Blattunterseiten (FITTING, 1942). So fand ich es früher (1942) wenigstens bei *Thujopsis dolabrata*, und so ist es nach wenigen in dieser Arbeit mitgeteilten orientierenden Versuchen bei *Thuja gigantea* sowie nach den Beobachtungen von FRANK (1873/74) doch wohl auch bei *Thuja occidentalis*. Hiernach dürfte es mindestens bei diesen Arten, aber wohl auch bei *Thuja Standishii*, *Chamaecyparis pisifera*, *Ch. Lawsoniana*, *Ch. obtusa*, *Libocedrus macrolepis* und *L. decurrens* (vielleicht auch noch anderen *Libocedrus*-Arten) nicht die Beschattung sein, welche die Ausbildung von Palisaden hemmt; ebensogut könnte man ja bei den erstgenannten Arten behaupten, dies sei umgekehrt die Folge von hellem Licht, wenn dieses nämlich *all*seitig gleich einfällt. Höchstens bei den Cupressaceen-Arten, bei denen,

hier und da vielleicht infolge einer schwachen inversen Dorsiventralität?, auch in den beschatteten Zweigseiten palisadenartige Zellen vorkommen und nur die Ausbildung des Assimilationsgewebes, aber nicht die der Epidermis durch einseitige Beleuchtung beeinflußt wird, wie es vor allem für *Thuja (Biota) orientalis*, *Chamaecyparis nootkatensis* und *Ch. sphaeroidea* zutrifft[1], ist wenigstens vor der Hand eine Entscheidung darüber noch nicht möglich, ob die Verschiedenheiten im Bau des grünen Mesophylls in der beleuchteten und beschatteten Zweigseite nicht doch nur auf eine Hemmung durch die Beschattung beruhen. Diese Annahme hat jedoch im Hinblick auf das andersartige Verhalten aller übrigen Arten nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Bei sämtlichen Cupressaceen mit blattähnlichen Zweigen ist dagegen unbestreitbar, daß *ein*seitige *Beleuchtung* der Zweige die Palisadenbildung in den beleuchteten Blattseiten entweder hervorruft oder wenigstens fördert. Dies zeigt sich selbst bei solchen Arten, bei denen auch in den beschatteten morphologischen Blattunterseiten palisadenartige Zellen vorkommen, darin, daß die Palisadenzellen in den einseitig beleuchteten Zweigen länger zu werden scheinen als in den beiderseits gleich beleuchteten. Darauf hat schon Pick (1882, S. 440ff.) für *Thuja orientalis* hingewiesen. Und das gleiche haben Kugler (nach brieflicher Mitteilung an mich) bei *Libocedrus decurrens* und ich bei *Chamaecyparis Lawsoniana* (vgl. S. 691) gesehen. Allerdings wäre es wünschenswert, daß diese Angaben durch exakte Versuche mit gemessenen Lichtintensitäten bestätigt würden.

Ganz entsprechende Erwägungen, wie ich sie vorstehend für das Assimilationsgewebe angestellt habe, gelten auch für die Epidermis. Die Annahme nämlich, die Ausbildung der Stomata und der Wachsausscheidungen auf den Oberhautzellen unterbleibe in den beleuchteten Zweigseiten infolge einer hemmenden Wirkung des hellen Lichts, steht die Ausbildung von zahlreichen Spaltöffnungen und von Wachsüberzügen auf den allseitig mit gleich hellem Licht beleuchteten Zweigen entgegen. Mit so einfachen Vorstellungen läßt sich also das eigenartige Verhalten der blattähnlichen Cupressaceen-Zweige nicht erklären. Den Ausgangspunkt für ein tieferes Verständnis müssen vielmehr Erwägungen bilden, wie ich sie in meiner vorigen Arbeit (1942) angestellt habe.

[1] Ob sich diesen Arten andere Cupressaceen anschließen, läßt sich noch nicht übersehen. Bei Kugler (1928, S. 119) heißt es auch für die Schuppenblätter von *Callitris rhomboidea* und *C. quadrivalvis:* Palisaden auf Licht- und Schattenseite der Zweige verschieden lang, sowie von *Cupressus australis*, *C. Macnabiana*, *C. funebris* und *C. sempervirens:* „Einseitig verdunkelt entwickeln sich nur auf der Lichtseite Palissaden, vollständig verdunkelt jedoch beiderseits, wenn auch nur sehr kurz." Über die Verteilung der Spaltöffnungen bei allen diesen Formen sagt Kugler dagegen nichts. Sie müßte an aufgehellten Zweigstücken erst noch untersucht werden.

Es sieht auch so aus, als ob zwischen der Entwicklung der Spaltöffnungen und des Mesophylls (einschließlich des Sklerenchyms) eine enge Korrelation bestünde, deren Ursachen sich noch gar nicht durchschauen lassen. Erst die fernere Zukunft dürfte hier vielleicht zu einer gewissen Einsicht verhelfen.

Die bisherigen Versuche, die eingehender ja nur bei *Thujopsis dolabrata* durchgeführt worden sind, bedürfen nach manchen Richtungen noch weiterer Ergänzungen. Selbstverständlich eignen sich dafür nur solche Arten, bei denen durch die einseitige Beleuchtung ähnlich ausgesprochen dorsiventraler Bau der Zweige hervorgerufen wird wie bei dieser Art. Dies aber ist der Fall unter den von mir anatomisch näher untersuchten Cupressaceen bei *Libocedrus macrolepis*, *Thuja occidentalis*, *Th. gigantea*, *Th. Standishii* sowie bei *Chamaecyparis pisifera*. Wichtig wäre es dazu vor allem, wenn sich weitere Arten finden ließen, deren Zweigstecklinge sich zu bewurzeln vermögen, oder deren Keimlinge für solche Versuche sich eignen. Während Stecklinge sich trotz manchen Bemühungen bei *Libocedrus macrolepis* (und *L. decurrens*) nicht bewurzelten, berechtigen die anderen genannten Arten auch nach gärtnerischen Erfahrungen in dieser Hinsicht immerhin zu einigen Hoffnungen.

Literatur.

Beissner, L.: Handbuch der Koniferenbenennung. Erfurt 1887. — Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin 1891. — Eichler, A. W.: In Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, 1. Aufl., Bd. 2. Leipzig 1889. — Fitting, H.: Über die Induktion der Dorsiventralität in den blattähnlichen Zweigsystemen der Cupressaceen. Jb. Bot. **90**, 417 (1942). — Frank, A. B.: Über den Einfluß des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der Thuja occidentalis. Jb. Bot. **9**, 147 (1873/74). — Imamura, Sh.: Über die aitiogene Dorsiventralität der Assimilationsorgane bei höheren Pflanzen. Bot. Mag. **51**, 490 (1937). — Klemm, P.: Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Jb. Bot. **17**, 499 (1886). — Kugler, H.: Über invers-dorsiventrale Blätter. Planta (Berl.) **5**, 89 (1928). — Pick, H.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Zbl. **11**, 400 (1882). — Pilger, R.: In Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 13. Leipzig 1926. — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1/2. Berlin 1939.

Prof. Dr. Hans Fitting, Bonn, Am Berghang 6.

Berichtigung zu Band 36, Heft 5/6.

Beitrag Troll „Über Leitbündelisolierung in achsenartigen Organen". Auf S. 408 sind in Abb. 6 die Teilfiguren III und IV verwechselt worden; III (also eigentlich IV) steht außerdem auf dem Kopf. Das gleiche gilt für Abb. 5 II auf S. 407.

Autorenverzeichnis des 37. Bandes.

Bauer, Leopold, Über den Wanderungsweg fluoreszierender Farbstoffe in den Siebröhren. S. 221.

Berger-Landefeldt, Ulrich, Über den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden. S. 6.

Bömeke, Heinrich s. Söding, Hans, und Hildegard Funke. S. 498.

Brabec, Franz, Zytologische Untersuchungen an den Burdonen *Solanum nigrum-lycopersicum*. S. 57.

Bünning, Erwin, Über quellbare Zellsaftkolloide in *Iris*blättern. S. 431.

Drawert, Horst, Beiträge zur Stimulation des Pflanzenwachstums. II. Mitteilung. Der Einfluß von Heteroauxin auf die Samenkeimung. S. 1.

— Zellmorphologische und zellphysiologische Studien an Cyanophyceen. I. Mitteilung. Literaturübersicht und Versuche mit *Oscillatoria Borneti* Zukal. S. 161.

Engel, Horst, und Max Heimann, Weitere Untersuchungen über periodische Guttation. S. 437.

Fischer, Hermann, Plasmolyseform und Mineralsalzgehalt in alternden Blättern. II. Mitteilung. S. 244.

Fitting, Hans, Über die Umkehrung der Polarität in den Sporenkeimlingen einiger Laubmoose. S. 635.

— Weitere Beobachtungen über die Induktion der Dorsiventralität in den blattartigen Zweigsystemen von Cupressaceen. S. 676.

Fleischhauer-Binz, Else, Die Messung von Bodensaugkräften mit Tensiometern. S. 565.

Flügel, Anna, Die Gesetzmäßigkeiten der endogenen Tagesrhythmik. (Beobachtet an den Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*.) S. 337.

Funke, Hildegard s. Söding, Hans, und Heinrich Bömeke. S. 498.

Gümmer, Gertrud s. Harder, Richard. S. 12.

Harder, Richard, und Gertrud Gümmer, Über die Blütenbildung von *Kalanchoë Blossfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkel-Rhythmen. S. 12.

Heimann, Max s. Engel, Horst. S. 437.

Hoffmann, Curt, Über die Durchlässigkeit dünner Sandschichten für Licht. S. 48.

Hummel, Margrit, Zur postglazialen Wald-, Siedlungs- und Moorgeschichte der Vordereifel. S. 451.

Küster, Ernst, Über Membrangürtel und Protoplasma von *Codium*. Beiträge zur Pathologie der Pflanzenzelle. S. 210.

Moewus, Franz, Gebundener und freier Wuchsstoff in fleischigen Früchten. S. 413.

Orth, Reinhard, Morphologische Studien an Amaryllidaceen. II. Mitteilung. Über Stolonen bei *Haemanthus Mildbraedii* Perk. S. 595.

Overbeck, Fritz, Ein spätglaziales Profil von Huxfeld bei Bremen. S. 376.

Pfeiffer, Hans H., Polarisationsmikroskopische Untersuchungen an pflanzlichen Spermatozoiden. S. 96.

Roth, Ingrid, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. S. 299.

Rotta, Hans, Untersuchungen über tagesperiodische Vorgänge in Sproß- und Wurzelvegetationspunkten. S. 399.

Scheerer, Hans, Zur Polyploidie und Genetik der *Veronica*-Gruppe *Pentasepala*. S. 293.

Schlösser, Ludwig Arnold, Über plasmatische Vererbung auf polyploiden Stufen. S. 535.

Schumacher, Walter, Zur Bewegung des Fluoreszeins in den Siebröhren. S. 626.

Söding, Hans, Heinrich Bömeke und Hildegard Funke, Siebenjährige Versuche zur Ertragssteigerung von Möhren durch Samenbehandlung mit Wirkstoffen. S. 498.

Stahl, Marianne, Die Mycorrhiza der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung der thallosen Formen. S. 103.

Voderberg, Käthe, Zur Fruchtkörperbildung von *Coprinus lagopus*. S. 149.

Voderberg, Käthe, Die Abhängigkeit der Fruchtkörperentwicklung bei *Coprinus lagopus* von inneren und äußeren Faktoren. S. 612.

Wendel, Kurt, Beiträge zur chromatographischen Analyse von Chlorophyll-Lösungen und deren kolorimetrischen und photometrischen Messung. S. 604.

Wolf, Johannes, Beiträge zur Kenntnis des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen. VI. Mitteilung. Neuere Vorstellungen vom Chemismus des Säurestoffwechsels. S. 510.